

Akustische Artidentifikation von Fledermäusen (Mammalia: Chiroptera) in der Schweiz

von

Peter E. ZINGG *

Mit 2 Abbildungen

ABSTRACT

Acoustic species identification of bats (Mammalia: Chiroptera) in Switzerland. — European bat species can be classified into four categories by their search calls. The search calls of 11 bat species of the second category (*M. schreibersii*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii*, *P. kuhlii*, *H. savii*, *E. nilssonii*, *E. serotinus*, *V. murinus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *T. teniotis*) and one type of social call from *N. noctula* and *N. leisleri* were recorded by means of a precision dividing detector and were treated by descriptive statistics.

Five variables of the search calls and the two social calls (signal duration, start frequency, instantaneous frequency at half the signal duration, instantaneous frequency at maximum signal amplitude and end frequency) were treated by linear discriminant analysis. It was the variable 'end frequency' which contributed most in discriminating the search calls. The mean values of two classified validation samples showed the best classification with a percentage of 99 correct classifications for *H. savii* and the worst classification with a percentage of 72 correct classifications for *E. serotinus* and *P. kuhlii*. On an average over all the species 86% of the search calls were correctly classified. In the pairs *P. nathusii*/*P. kuhlii* and *E. serotinus*/*V. murinus* the classification of search calls was most difficult. The search calls of *P. pipistrellus* showed two groups in the multivariate space. Group classification functions are presented to help the reader in classifying new search calls of the 11 species. In order to ensure a low error rate when discriminating bat species by means of their echolocation calls it is necessary to record the signals in the field with suitable broadband equipment and then estimate several signal parameters in the laboratory.

* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

EINLEITUNG

Spätestens seit der Arbeit von AHLEN (1981) und der Entwicklung geeigneter Fledermaus-Detektoren hat das Interesse an der akustischen Artbestimmung von Chiropteren auch in Europa sprunghaft zugenommen. Allerdings kann man sich aufgrund bisheriger Publikationen und bei Gesprächen mit Interessierten des Eindrucks nicht erwehren, dass die Möglichkeiten überschätzt bzw. die sich stellenden Probleme nicht erkannt werden. WEID & HELVERSEN (1987) weisen darauf hin, dass in Mitteleuropa „weit mehr Arten als in Skandinavien, dem Arbeitsgebiet Ahlens, vorkommen...“ und deshalb die akustische Identifikation der Arten schwieriger wird. Da das akustische Verhalten bestimmter Arten nicht in allen Teilen Europas gleich ist (WEID & HELVERSEN 1987), musste damit gerechnet werden, dass Daten aus anderen geographischen Regionen nicht unesehen übernommen werden konnten. Mehrjährige eigene Erfahrungen zeigen, dass die zu Beginn der achtziger Jahre verfügbaren Bestimmungshilfen (AHLEN 1981, MILLER & DEGN 1981) für die Verhältnisse in der Schweiz in vielen Fällen nicht zu genügen vermögen.

Die bisherige europäische Bestimmungsliteratur für freifliegende Fledermäuse (AHLEN 1981, MILLER & DEGN 1981, WEID & HELVERSEN 1987, WEID 1988) bediente sich zum grossen Teil qualitativer akustischer und optischer Kriterien (Klang, Repetitionsmuster, Flugweise, Silhouette, Jagdhabitat etc.). Von einem in Worten beschriebenen, aber noch nie gehörten Klang lässt sich schwerlich ein Höreindruck gewinnen. Der Klang ist ausserdem stark vom jeweiligen Detektormodell abhängig. Abbildungen von Oszillogrammen, Sonagrammen, Periodenplots, Frequenzspektren etc. vermögen gewisse Sachverhalte zu veranschaulichen (GÜTINGER 1986), bringen dem Anwender bei der Identifikation aber keine echte Hilfe, solange er nicht gleichzeitig quantitative Parameter und deren Variabilität kennt. Im Lichte greller Strassenbeleuchtung, wo viele Fledermausarten bevorzugt jagen, sind optische Beobachtungen sowohl mit starken Scheinwerfern als auch mit Nachtsichtgeräten oft nicht in dem Masse möglich, wie es optische Bestimmungskriterien erfordern würden.

Obwohl akustische und optische Merkmale qualitativer Art auch in Zukunft ihre Bedeutung haben werden, sollten vermehrt quantitative Kriterien entwickelt und integriert werden. Bisher waren einer akustischen Identifikation mittels quantitativen Kriterien enge Grenzen gesetzt. Bis heute existieren nur von wenigen Arten detaillierte Beschreibungen der Variabilität ihrer Suchfluglaute. Die von der Verhaltens- und der Umgebungssituation abhängige Variabilität der Laute beeinflusst die Möglichkeiten und Grenzen der akustischen Artidentifikation wesentlich (FENTON 1987). Aus dieser unbefriedigenden Situation heraus entstand die vorliegende Methode, welche soweit als möglich mit quantitativen Kriterien arbeitet. Die Resultate der Artidentifikation sind damit jederzeit reproduzierbar und vom Beobachter unabhängig! Aufgrund der verfügbaren Geräte und Technik kam vorerst nur eine Labor-Methode in Frage. Mit dieser sollten Tonaufzeichnungen aus dem Felde nachträglich analysiert werden können. Die Untersuchung konzentrierte sich auf Arten der Gattungen *Miniopterus*, *Pipistrellus*, *Hypsugo*, *Eptesicus*, *Nyctalus*, *Vespertilio* und *Tadarida*. Diese stossen relativ laute Ortungsrufe aus und eignen sich deshalb für die Erfassung auf Transekten besser als die eher leise rufenden Arten der Gattungen *Myotis*, *Plecotus* und *Barbastella*, welche auch wesentlich schwieriger zu identifizieren sind (AHLEN 1981). Die Grundlagen müssen erst noch erarbeitet werden, um Arten aus den zuletzt genannten drei Gattungen aufgrund quantitativer akustischer Kriterien bestimmen zu können.

MATERIAL UND METHODEN

1. AKUSTISCHE TERMINOLOGIE

Ortungssignale, welche primär der Detektion von Beute dienen, werden als „Suchflugortungsrufe“ oder „Suchflugrufe“ (search calls) bezeichnet (vgl. FENTON & BELL 1981). Von allen Ortungssignalen sind sie am häufigsten zu beobachten. Vorwiegend der sozialen Kommunikation dienende Laute werden „Sozialrufe“ oder „Soziallaute“ genannt. Die Begriffe „Ruf“, „Laut“ sind Oberbegriffe und werden hier sowohl für Ortungs- als auch für Soziallaute verwendet. Als „konstantfrequent“ (CF) werden Laute bezeichnet, deren Frequenzmodulation mit der hier verwendeten Gerätekombination nicht messbar war (<0.8 kHz). Bei „linear periodenmodulierten“ Lauten verändert sich die Periodenlänge proportional zur Zeit. Der Periodenplot solcher Laute erscheint auf dem Oszilloskop geradlinig. „Signalabstand“ und „Intervalldauer“ sind äquivalente Begriffe.

2. HERKUNFT DES TONMATERIALS

Um erste quantitative Informationen über die Struktur der Suchflugrufe einer Spezies zu erhalten und um die eigenen akustischen Artkenntnisse zu verbessern, wurden von allen in Tab. 1 aufgeführten Arten (ausser *T. teniotis*) mehrere Individuen gefangen. Bei der Freilassung der Fledermäuse konnten Suchflugrufe auf Magnetband aufgezeichnet und später vermessen werden. Diese Daten bildeten erste Anhaltspunkte über die Möglichkeiten der Artidentifikation. Mit zwei Ausnahmen (13 Suchflugrufe von *P. pipistrellus* und 6 von *P. nathusii*), stammen aber alle in dieser Arbeit ausgewerteten Echoortungs- und Sozialrufe (Tab. 1) von Fledermäusen, die sich nicht unmittelbar vor der Tonaufzeichnung in Gefangenschaft befanden. Damit wurde eine Beeinflussung des akustischen Verhaltens der Tiere durch den Beobachter weitgehend vermieden. Nebst zunehmender Erfahrung in der akustischen Artbestimmung, ermöglichten mir bekannte Fledermaus-Koloniestandorte und die Kenntnis der Artenzusammensetzung einer Region, die aufgezeichneten Rufe freifliegender Chiropteren richtig zu identifizieren. Das gesamte Datenmaterial wurde in den Jahren 1985 bis 1988 in der Schweiz und in Frankreich gesammelt. Die Herkunft der total 1952 ausgewerteten Rufe von 11 Spezies ist Tab. 1 zu entnehmen. Um nach Möglichkeit repräsentatives Material zu erhalten, wurden die Aufnahmen an verschiedenen, von Norden nach Süden über die gesamte Schweiz verteilten Orten gewonnen. Von jeder Fledermauspezies (mit Ausnahme von Ms, Pp1, Tt, NISoc und Nnsoc; Abkürzungen vgl. Tab 1) wurden pro Aufnahmeort nicht mehr als 15 und zudem nicht direkt aufeinanderfolgende Einzellaute vermessen. Da die Suchflugortungslaute von *P. pipistrellus* bei der graphischen Darstellung der Hauptkomponenten zwei Untergruppen bildeten, wurden diese Suchflugrufe in zwei selbständige Gruppen (Pp1 und Pp2) aufgeteilt. Bei den statistischen Methoden und den Resultaten wird deshalb nicht mehr von Arten sondern von Gruppen gesprochen. Diese sind Tab. 1 zu entnehmen. Die Daten von *Hypsugo savii* und *Nyctalus leisleri* stammen aus einer früheren Arbeit (ZINGG 1988a). Die beiden Datensätze wurden durch Zufallsprinzip reduziert, um ähnlich Gruppengrößen wie bei den anderen Arten zu erhalten. Dies führte bei *H. savii* und *N. leisleri* zu geringen Unterschieden in den Quartil- und Medianwerten gegenüber der oben zitierten Arbeit.

TAB. 1.

Herkunft der 1952 ausgewerteten Laute aus der Schweiz (Mitt.: Mittelland, A-N: Alpennordseite, Z-A: Zentralalpen, A-S: Alpensüdseite) und aus Südfrankreich (SF). *Geographical origin of 1952 analysed signals from Switzerland* (Mitt.: low lands, A-N: Northern Alps, Z-A: Central Alps, A-S: Southern Alps) and Southern France (SF)

	Jura	Mitt.	A-N	Z-A	A-S	SF	Total
<i>Miniopterus schreibersii</i> (Ms)	26	—	—	—	—	168	194
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> 1 (Pp1)	—	—	152	—	19	—	171
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> 2 (Pp2)	—	31	30	30	41	—	132
<i>Pipistrellus nathusii</i> (Pn)	14	100	17	—	—	—	131
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (Pk)	—	—	—	—	134	—	134
<i>Hypsugo savii</i> (Hs)	—	—	45	45	44	—	134
<i>Eptesicus nilssonii</i> (En)	30	15	47	13	48	—	153
<i>Eptesicus serotinus</i> (Es)	40	36	33	51	55	—	215
<i>Vespertilio murinus</i> (Vm)	95	64	—	—	—	—	159
<i>Nyctalus leisleri</i> (Nl)	—	26	95	—	25	—	146
<i>Nyctalus noctula</i> (Nn)	50	53	51	27	—	—	181
<i>Tadarida teniotis</i> (Tt)	—	—	—	—	61	—	61
<i>Nyctalus leisleri</i> Sozialruf, „type 2“ (NlSoc)	—	—	—	—	62	—	62
<i>Nyctalus noctula</i> Sozialruf (NnSoc)	—	39	—	—	40	—	79

3. TONAUFZEICHNUNGS- UND ANALYSEGERÄTE, SIGNALMESSUNGEN

Die Rufe wurden über einen QMC S100 Ultraschall-Detektor, verbunden mit einem 8:1 Frequenzteiler (Modell V 1.2 von K. ZBINDEN, Garbenweg 3, CH-3027 Bern; HUA & ZBINDEN 1988) und einem Sony TC-D 5M Cassettenrecorder auf Reineisenband (TDK MA 60) aufgezeichnet. Die nutzbare Signalbandbreite wurde durch das Magnetbandgerät auf 120 kHz (-3 dB bei Vollaussteuerung) begrenzt. Im Labor erfolgte die Analyse der Bandaufnahmen mittels digitalem Speicheroszilloskop (Nicolet 3091) und einem kalibrierten Periodenmeter (gebaut von K. ZBINDEN). Von jedem Ruf wurden die folgenden Variablen gemessen: Rufdauer (T), Anfangsfrequenz (FS), Zentrumsfrequenz bei T/2 (FC), Momentanfrequenz bei maximaler Amplitude (FM) und Endfrequenz (FE). Aus diesen Variablen wurden die Bandbreite der Momentanfrequenzen ($BW = FS - FE$) und die mittlere Modulationsrate (BW/T) berechnet. Zusätzlich wurde visuell geprüft, ob die Rufe linear periodenmoduliert waren. Bei einigen Arten wurden auch die Rufabstände (Intervalldauer) gemessen. Die Frequenzen eines auf dem Oszilloskop gespeicherten Lautes lassen sich mittels Referenzgenerator des Periodenmeters mit einer Genauigkeit von ± 0.4 kHz (Echtzeit) ausmessen. Die technische Genauigkeit der Zeitmessung betrug ± 0.01 ms. Bedingt durch Hintergrundrauschen wurde die Rufdauer bei den Such-

flugortungslauten nur mit ± 0.1 ms und bei den Soziallauten mit ± 1 ms Genauigkeit geschätzt. Die Intervalldauer zwischen den Rufen (von Rufmitte zu Rufmitte) konnte auf ± 2 ms Genauigkeit geschätzt werden.

4. STATISTISCHE METHODEN

Zur Datenanalyse wurden die Programmpakete SYSTAT Vers.4 und SYGRAPH Vers.1 (Systat, Inc., Evanston, Illinois; WILKINSON 1988a, b) auf einem IBM-AT-kompatiblen Personal Computer eingesetzt.

Die Statistik wurde in dieser Arbeit generell in einem explorativen Sinne eingesetzt. Abgesehen von zwei Sozialrufen wurden zur Entwicklung der Identifikationsmethode nur Suchflugortungslaute verwendet. Da bei verschiedenen Arten die Variablen der Rufe nicht normalverteilt waren, wurden zur Charakterisierung der Rufe generell verteilungsfreie Parameter gewählt (vgl. Anhang u. Abb. 1). Median und Quartile sind beim Vorliegen von Ausreißern und asymmetrischen Verteilungen robustere Parameter als Mittelwert und Standardabweichung. Mit der „stem-and-leaf“-Routine des SYSTAT wurden, innerhalb der Arten bzw. Gruppen, von jeder Variablen „Minimum“, „Maximum“, „Median“, „lower hinge“ und „upper hinge“ berechnet (vgl. Anhang). Während der Median die der Grösse nach geordneten Daten halbiert, teilen die „hinges“, deren Position von der Stellung des Medians aus berechnet wird, die beiden Hälften nochmals. Die geringfügigen Unterschiede zwischen „hinge“ und entsprechendem „Quartil“ sind in dieser Arbeit nicht von Bedeutung, weshalb der im deutschen Sprachraum geläufigere Begriff „Quartil“ verwendet wird (vgl. VELLEMAN & HOAGLIN 1981). Messungen der Intervalldauer wurden in 10ms-Intervalle klassiert und die Modi (Dichtemittel, mode) nach SACHS (1984) geschätzt.

Die Rufe der Chiropteren lassen sich durch mehrere Merkmale (T, FS, FC, FM und FE) anstelle nur eines Merkmals umfassender charakterisieren. Die isolierte Betrachtung jeweils nur einer der fünf Variablen zur Unterscheidung der Gruppen wäre zu wenig aussagekräftig und könnte sogar zu falschen Schlüssen führen (WILLIG *et al.* 1986). Mit der linearen Diskriminanzanalyse existiert eine Methode, mit der sich Unterschiede von im Voraus definierten Gruppen unter simultanem Einbezug aller Variablen untersuchen lassen. Die Methode gestattet es ausserdem, neue, noch nicht identifizierte Suchflugrufe dieser elf Arten mit grosser Wahrscheinlichkeit der richtigen Art zuzuordnen (vorausgesetzt, dass eine gute Diskriminierung der Arten möglich ist). Die Anwendung der linearen Diskriminanzanalyse setzt voraus, dass genügend Rufe mit bekannter Gruppenzugehörigkeit vorliegen (FLURY & RIEDWYL 1983, p.9), die einzelnen Gruppen multivariat normalverteilt sind und gleiche Kovarianzmatrizen aufweisen.

Um herauszufinden, ob sich die multivariaten Gruppen aus unerkannten Untergruppen zusammensetzten, wurden folgende Verfahren angewandt: Für die Suchflugrufe aller Spezies wurden die Hauptkomponenten berechnet und für die Suchfluglaute von *P. pipistrellus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *E. serotinus* und *V. murinus* zusätzlich Faktorenanalysen durchgeführt (vollständige Faktorlösung, ohne Rotation). Punktediagramme („scatterplots“) der Hauptkomponenten und der Faktoren dienen dem Auffinden von Untergruppen innerhalb der Suchflugrufe einer Spezies. Mit den Suchflugrufen von *N. noctula*, resp. deren Hauptkomponenten, wurden zu diesem Zweck zusätzlich verschiedene Clusteranalysen ausgeführt. Diese führten jedoch nicht zu weitergehenden Erkenntnissen, weshalb weiter unten nicht mehr darauf eingegangen wird.

Zum Auffinden von Ausreißern in den Gruppen wurden Punktediagramme („scatterplots“) und „normal probability plots“ der Hauptkomponenten untersucht (EVERITT

1978, GNANADESIKAN 1977) und bei jeder Chiropterenart von allen Lauten (anhand der Variablen T, FS, FC, FM und FE) die quadrierten Mahalanobis-Distanzen (D^2) berechnet. Letztere sollten annähernd chiquadratverteilt sein (z. B. FLURY & RIEDWYL 1983). Rufe, die bei den „scatterplots“ oder „normal probability plots“ der Hauptkomponenten auffielen oder das 99%-Quantil der Chiquadratverteilung deutlich überschritten, wurden bezüglich Lautstruktur und Aufnahmesituation überprüft. Handelte es sich nicht eindeutig um einen Suchflugruf der betreffenden Gruppe, so wurde der fragliche Ruf aus dem Datensatz entfernt. Je ein Ruf musste aus den Datensätzen von *H. savii*, *E. serotinus*, sowie 4 Rufe bei *E. nilssonii* weggelassen werden. „Chiquadrat probability plots“ der quadrierten Mahalanobis-Distanzen der Suchflugrufe jeder Gruppe ermöglichten eine graphische Beurteilung der Datensätze bezüglich multivariater Normalverteilung (EVERITT 1978).

Für die linearen Diskriminanzanalysen wurden alle Messwerte der Variablen logarithmiert (ln). Dies diente der Stabilisierung der Varianzen und einer besseren Approximation an die multivariate Normalverteilung (PIMENTEL 1979). Die Prozedur der Diskriminanzanalyse berechnete für jeden Ruf (innerhalb des Diskriminanzraumes) die Mahalanobis-Distanzen zu den multivariaten Gruppenmittelwerten. Je kürzer die Distanz eines Rufes zu einem Gruppenmittelwert war, umso grösser war die Wahrscheinlichkeit, dass er zu dieser Gruppe gehörte. Mittels dieser „a posteriori-“ Wahrscheinlichkeiten wurden die Rufe klassiert.

Damit eine optimale Trennung der Gruppen im Diskriminanzraum erzielt werden kann, sollte die Gruppenszahl theoretisch nicht grösser sein als die Anzahl Variablen (BACKHAUS *et al.* 1987). Um im vorliegenden Fall die Auswirkungen bei grösserer Gruppen- als Variablenzahl zu überprüfen, wurden Diskriminanzanalysen mit 3, 5, 7, 11 und 14 Gruppen durchgeführt und eine als optimal betrachtete Kombination zur weiteren Bearbeitung ausgewählt. Die diskriminatorische Bedeutung der einzelnen Variablen bezüglich aller (kanonischen) Diskriminanzfunktionen wurde aus dem sog. „mittleren absoluten Diskriminanzkoeffizienten“ abgeleitet. Den mittleren absoluten Diskriminanzkoeffizienten b_j bezüglich einer Variablen j erhält man aus der Summe der Produkte von Eigenwertanteil EA_k der kanonischen Diskriminanzfunktion k und absolutem Koeffizientenwert $|b_{jk}|$ der jeweiligen Funktion (BACKHAUS *et al.* 1987):

$$b_j = \sum_{k=1}^K |b_{jk}| EA_k$$

Zwecks besserer Schätzung der Klassifikationsgüte (FRANK, MASSY & MORRISON 1965) wurden bei der Analyse der zuletzt gewählten Anordnung (mit 3 und 11 Gruppen) die Datensätze der einzelnen Gruppen zufallsmässig halbiert. Die auf der einen Hälfte der Datensätze berechneten kanonischen Funktionen wurden dann zur Klassierung der Laute der verbleibenden Test-Datensätze verwendet. Das Prozedere wurde mit vertauschten Datensatzhälften wiederholt und die Klassifikationsergebnisse der beiden Testdatensätze gemittelt. Mit einem Chiquadratstest (PRESS 1982) wurde das gemittelte Ergebnis gegen die Nullhypothese (die Klassifikation ist ein Zufallsergebnis) getestet.

RESULTATE

1. EINTEILUNG DER ARTEN AUFGRUND IHRER SUCHFLUGORTUNGSLAUTE

Die in der Schweiz vorkommenden Chiropterenarten können aufgrund der Struktur ihrer Suchflugortungsrufe in vier Kategorien eingeteilt werden (in Anlehnung an KOLB 1970, WEID & HELVERSEN 1987):

Kategorie I: Gattung *Rhinolophus*. Die Rufe der europäischen Hufeisennasen sind gekennzeichnet durch einen zeitlich dominierenden konstantfrequenten (CF) Teil, oft kombiniert mit einem kurzen, am Anfang ansteigenden bzw. am Ende abfallenden frequenzmodulierten (FM) Teil (zur akust. Bestimmung der europäischen Rhinolophiden vgl. WEID & HELVERSEN 1987, WEID 1988). In den vergangenen Jahren sind in der Schweiz nur *Rhinolophus ferrumequinum* und *Rhinolophus hipposideros* nachgewiesen worden. Die Frequenzbereiche ihrer CF-Signalteile liegen mit ca. 78-83 kHz für *R. ferrumequinum* bzw. 102-109 kHz für *R. hipposideros* (eigene Feldaufnahmen), derart entfernt von konstantfrequenten Anteilen aller übrigen in der Schweiz vorkommenden Arten, dass sie mit keiner von diesen und auch nicht untereinander verwechselt werden können. Eine über die Bestimmung der CF-Frequenz hinausgehende Signalanalyse ist demnach zur akustischen Identifikation der beiden Arten in der Schweiz nicht nötig. Beide *Rhinolophus*-Arten senden räumlich extrem fokussierte Rufe aus, die wegen ihrer hohen Frequenzen in der Luft wesentlich stärker als bei anderen Arten absorbiert werden. Deshalb sind Rufe der beiden *Rhinolophus*-Arten mit dem Detektor nur auf kurze Distanzen und lediglich innerhalb eines sehr engen Schallkegels wahrnehmbar. Dies bestätigten meine seltenen und jeweils nur wenige Sekunden dauernden Wahrnehmungen der Ortungslaute fliegender Rhinolophiden. Die schmalbandigen Signale erschweren beim „Heterodyning“-Detektor (besonders beim „Mini-QMC“) das Finden der CF-Frequenz. Deshalb detektiert man im Felde *Rhinolophus*-Laute am besten mit einem Frequenzteiler-Detektor, zeichnet sie sofort auf oder versucht simultan die CF-Frequenz mit dem „Heterodyning“-System zu finden. Aufgrund der eingeschränkten akustischen Detektion dürften akustische Methoden allein nicht genügen, um bei Transekt-Untersuchungen das Vorkommen von Hufeisennasen im Jagdgebiet zu erfassen.

Kategorie II: Gattungen *Pipistrellus*, *Hypsugo*, *Nyctalus*, *Eptesicus*, *Vespertilio*, *Miniopterus* und *Tadarida*. Suchflugrufe dieser Arten sind am Rufanfang, je nach Flugsituation, mehr oder weniger stark abfallend frequenzmoduliert. Einige Arten äussern in grösserer Flughöhe und hindernisarmer Umgebung auch nahezu konstantfrequente Rufe. Die Suchflugrufe von 11 Arten dieser Kategorie werden weiter unten detaillierter behandelt.

Kategorie III: Gattung *Myotis*. Ortungsrufe von *Myotis*-Arten sind nach meinen bisherigen Erfahrungen (*M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. nattereri*, *M. myotis*, *M. blythi*, *M. daubentonii*) über den grössten Teil der Signaldauer linear periodenmoduliert. Über den Frequenzteiler-Detektor erzeugen die leisen Ortungssignale nur wenig klangvolle Laute. Bei *Myotis*-Arten stellte ich nie konstantfrequente Rufanteile fest. Aufgrund dieser Merkmale gab es keine Verwechslungen mit Suchflugrufen von Arten der Kategorien I und II.

Kategorie IV: Gattungen *Plecotus* und *Barbastella*. Vertreter beider Gattungen vermögen Laute sowohl durch den Mund als auch durch die Nase auszusenden (KOLB 1970). Ortungslaute von *Plecotus* sp. sind bezüglich der Frequenzbereiche und Frequenzmodulation sehr variabel und vermutlich oft multiharmonisch. Die Laute sind mehrheit-

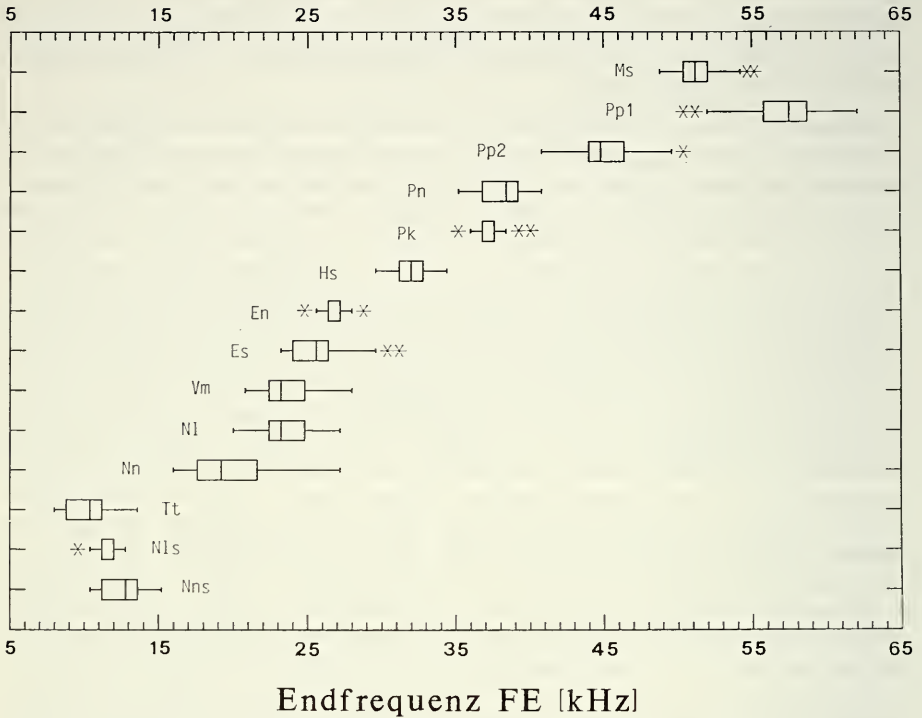


ABB. 1.

Box plot-Darstellung der Endfrequenzen (FE) der Suchflugrufe bzw. Soziallaute. Der beidseitigen Begrenzung des Rechtecks (*box*) entsprechen die Quartile $Q_{0,25}$ und $Q_{0,75}$. Im Interquartilbereich (zwischen $Q_{0,25}$ und $Q_{0,75}$) befinden sich 50% der Daten. Innerhalb der Box markiert die vertikale Linie den Median (Bei den Suchflugrufen von *P. kuhlii* und *E. nilssonii* sind die Werte von Median und $Q_{0,75}$ identisch, beim Sozialruf von *N. leisleri* sind Median und $Q_{0,25}$ identisch). Die beidseits an die Box anschließende Linie kennzeichnet den Bereich der sog. „adjacent values“; Werte ausserhalb dieses Bereiches (*outside values*) sind als Sterne (*) dargestellt (vgl. VELLEMAN & HOAGLIN 1981).

Grouped box plots of the end frequencies (FE) of the search calls and social calls. The median value is marked by the vertical line within the box. The lower and upper hinges are represented by the edges of the box. The range of adjacent values is marked by whiskers and outside values are marked by means of asterisks (VELLEMAN & HOAGLIN 1981).

Ms: *M. schreibersii* (N=194), **Pp1:** *P. pipistrellus 1* (N=171), **Pp2:** *P. pipistrellus 2* (N=132), **Pn:** *P. nathusii* (N=131), **Pk:** *P. kuhlii* (N=134), **Hs:** *H. savii* (N=134), **En:** *E. nilssonii* (N=153), **Es:** *E. serotinus* (N=215), **Vm:** *V. murinus* (N=159), **Nl:** *N. leisleri* (N=146), **Nn:** *N. noctula* (N=181), **Tt:** *T. teniotis* (N=61), **Nls:** *N. leisleri* social call „type 2“ (N=62), **Nns:** *N. noctula* social call (N=79; ZINGG 1988b).

lich sehr leise und kurz, z. T. aber auch laut. Die akustische Identifikation der beiden *Plecotus*-Arten ist noch nicht zuverlässig, da ausreichende akustische Bestimmungskriterien fehlen. Ortungslaute von *Barbastella barbastellus* sind unter anderen von AHLEN (1981, „one laboratory and one field recording“) und KONSTANTINOV & MAKAROV (1981, Laborsituation) beschrieben worden. Nach eigenen Aufzeichnungen im Felde wechselten bei *Barbastella* in unregelmässiger Folge kürzere (2-5ms), „harte“, an den Klang spanischer Kastagnetten erinnernde Laute (AHLEN 1981) mit längeren, ca. 9 ms dauernden, sehr leisen Lauten, die sich im Frequenzteiler-Detektor wie ein „schleifendes“ Geräusch anhörten. Mit dem „Heterodyning“-System konnte ich Energiemaxima bei 35 kHz sowie zwischen 40 und 45 kHz feststellen. Für eine sichere akustische Identifikation von *B. barbastellus* sollten unbedingt Bandaufzeichnungen, zur Analyse der Laute im Labor, vorliegen.

2. AKUSTISCHE IDENTIFIKATION VON 11 ARTEN DER KATEGORIE II

Suchflugortungslaute von elf Spezies wurden im Hinblick auf die akustische Identifikation näher untersucht. Von den fünf analysierten und zwei abgeleiteten Rufvariablen (vgl. Anhang) zeigte univariat die Endfrequenz im allgemeinen die grösste Artspezifität. Da die Streubereiche der Endfrequenzen sich bei mehreren Arten noch beträchtlich überschneiden (Abb.1), kam die Berücksichtigung nur dieser Variablen für eine sichere Bestimmung der Arten nicht in Frage. Wie in „Statistische Methoden“ bereits dargelegt, musste zur Artidentifikation ein multivariates Verfahren, in diesem Fall die Diskriminanzanalyse, eingesetzt werden.

Vor der Diskriminanzanalyse wurde untersucht, ob die Suchflugrufe im multivariaten Raum, innerhalb einer einzelnen Art Untergruppen bilden. Es zeigte sich, dass lediglich bei *P. pipistrellus* eindeutige Untergruppen festzustellen waren und zwar anhand der Punktediagramme der ersten zwei Hauptkomponenten bzw. der ersten zwei Faktoren. Die Suchflugrufe von *P. pipistrellus* wurden dann graphisch, anhand dieser Punktediagramme, in zwei selbständige Gruppen (*P. pipistrellus* 1 und *P. pipistrellus* 2) aufgeteilt. Die Befunde bei den anderen Spezies werden, soweit von Bedeutung, in den nachfolgenden Abschnitten zu den einzelnen Arten erörtert. Bei *N. noctula* und *P. nathusii* deuteten die „Chiquadrat probability plots“ der quadrierten Mahalanobis-Distanzen auf eine mögliche Abweichung von der multivariaten Normalität hin (EVERITT 1978). Bei den restlichen Arten wurden diesbezüglich keine Unregelmässigkeiten festgestellt.

Die Zahl der zu trennenden Gruppen betrug fast das Dreifache der Variablenzahl, was sich auf die Trennfähigkeit der Diskriminanzfunktionen möglicherweise ungünstig auswirken konnte (vgl. unter „Statistische Methoden“). Für die Diskriminanzanalysen mussten deshalb Gruppenkombinationen gesucht werden, welche einerseits einen hohen Anteil richtiger Klassierungen ergaben; andererseits musste die Zahl der Kombinationen und damit Diskriminanzanalysen aus praktischen Gründen möglichst tief gehalten werden. In Tab. 2 ist ein Teil dieser Ergebnisse (Kompromisse) zusammengefasst.

Eine Aufteilung der Kombination [1-14] in [1-11] und [12-14] verbesserte die Klassierungsergebnisse besonders bei den Sozialrufen von *N. leisleri* (der Anteil richtiger Klassierungen stieg von 93% auf 100%) und den Sozialrufen von *N. noctula* (der Anteil richtiger Klassierungen wurde von 81% auf 100% verbessert). Da die Gruppen 12, 13 und 14 bei der akustischen Identifikation in der Praxis kaum zu Verwechslungen mit den Gruppen 1 bis 11 führten, schien eine Abtrennung auch aus dieser Sicht gerechtfertigt. Eine weitere Aufteilung der Kombination [1-11] in [1-7] und [7-11] brachte nur eine im

Mittel um 0.1% korrektere Klassierung. Zwecks einfacherer Handhabung und besserer Vergleichs- und Interpretationsmöglichkeiten wurden die beiden Kombinationen [1 bis 11] und [12 bis 14] für die weitere statistische Bearbeitung gewählt.

TAB. 2.

Einfluss der Gruppenszahl auf die Klassifikationsergebnisse. *The results of the multigroup discriminant analysis are influenced by the number and the combinations of groups.* 1 = *M. schreibersii*, 2 = *P. pipistrellus* 1, 3 = *P. pipistrellus* 2, 4 = *P. nathusii*, 5 = *P. kuhlii*, 6 = *H. savii*, 7 = *E. nilssonii*, 8 = *E. serotinus*, 9 = *V. murinus*, 10 = *N. leisleri*, 11 = *N. noctula*, 12 = *T. teniotis*, 13 = *N. leisleri* (Soziallaut, social call „type 2“), 14 = *N. noctula* (Soziallaut, social call; ZINGG 1988b)

Kombinationen der Gruppen	Summe aller Signale	Anteil richtig klassierter Signale
<i>Group combinations</i>	<i>Total number of signals</i>	<i>Percentage of correct classification</i>
1 bis 14	1952	1701 = 87%
1 bis 11	1750	1528 = 87%
12 bis 14	202	200 = 99%
1 bis 7	1049	977 = 93%
7 bis 11	854	706 = 83%

Um zu überprüfen, ob sich bei paarweisen Diskriminanzanalysen korrektere Klassierungen als bei der gleichzeitigen Analyse von 11 Gruppen ergäben, wurden 8 Diskriminanzanalysen zwischen denjenigen Paaren durchgeführt, welche akustisch am wenigsten gut zu diskriminieren waren. Aufgeführt sind nachfolgend die Differenzen der Prozentanteile jeweils korrekt klassierter Rufe der paarweisen Analysen im Vergleich zum 11-Gruppenfall:

<i>M. schreibersii</i> / <i>P. pipistrellus</i> 1	+ 1.1%
<i>M. schreibersii</i> / <i>P. pipistrellus</i> 2	+ 2.5%
<i>P. kuhlii</i> / <i>P. nathusii</i>	- 1.2%
<i>E. serotinus</i> / <i>E. nilssonii</i>	- 1.1%
<i>V. murinus</i> / <i>E. serotinus</i>	- 1.9%
<i>N. leisleri</i> / <i>V. murinus</i>	0 %
<i>N. noctula</i> / <i>V. murinus</i>	- 3.0%
<i>N. noctula</i> / <i>E. serotinus</i>	- 2.6%

Der Vergleich mit dem 11-Gruppenfall [1-11] zeigte, dass bei den paarweisen Analysen im Mittel nicht korrekter klassiert wurde und keine stark divergierenden Einzelergebnisse festzustellen waren; deshalb bestand kein Anlass, die paarweisen Diskriminanzanalysen denjenigen des 11-Gruppenfalles vorzuziehen.

Ergebnisse der Diskriminanzanalyse mit elf Gruppen sind in Tab. 3 zu finden. Die ersten zwei Funktionen erfassten bereits 98.8% der Varianz, weshalb auf die Darstellung der übrigen Funktionen verzichtet wurde. Die Grössen der mittleren absoluten Diskriminanzkoeffizienten b_j (BACKHAUS *et al.* 1987) zeigen, dass im 11-Gruppenfall (Tab. 3) die Variable FE deutlich die grösste, die Variable T dagegen die geringste diskriminatorische Bedeutung besass.

Übereinstimmend mit diesem Befund besass die Variable FE im univariaten F-Test (hier nicht dargestellt) den grössten und die Variable T den kleinsten F-Wert. Abb. 2 zeigt die Projektion der Diskriminanzwerte auf die ersten zwei Kanonischen Achsen. Die elf Gruppen sind bezüglich der ersten Funktion (Canonical axis I) ähnlich positioniert wie in Abb. 1 bezüglich der Endfrequenz. Dies illustriert nochmals den grossen diskriminatorischen Beitrag der Endfrequenz.

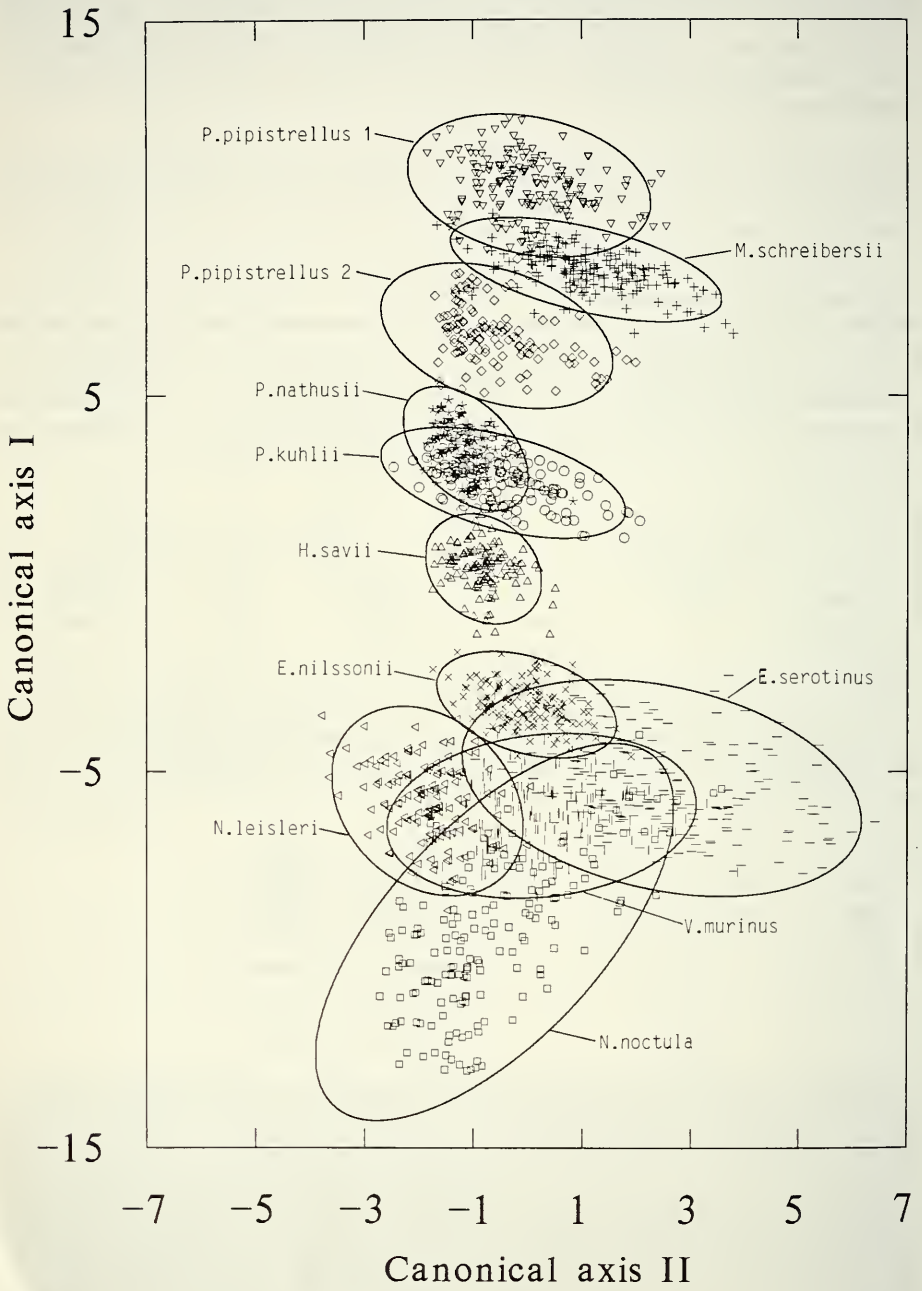
TAB. 3.

Ergebnisse der Diskriminanzanalyse von 1750 Suchfluglauten der **11 Chiropteren-Gruppen** Mn, Pp1, Pp2, Pn, Pk, Hs, En, Es, Vm, Nl, Nn (vgl. Tab. 1 für die Abkürzungen). *Results of the discriminant analysis of 1750 search calls of 11 bat groups (see Tab. 1 for abbreviations of group names).* 1.Fct...3.Fct: Kanonische Diskriminanzfunktionen 1 bis 3 (*canonical discriminant functions 1 to 3*), T: Signaldauer (*signal duration*), FS: Anfangsfrequenz (*start frequency*), FC: Zentrumsfrequenz (*center frequency at T/2*), FM: Momentanfrequenz bei max. Amplitude (*instantaneous frequency at max. signal amplitude*), FE: Endfrequenz (*end frequency*).

Eigenwerte - Eigenvalues			Anteile in % - Percent of variance		
1.Fct 44.706	2.Fct 1.411	3.Fct 0.373	1.Fct 95.77%	2.Fct 3.02%	3.Fct 0.80%

Standardisierte Diskriminanzkoeffizienten <i>Standardized (within groups) coefficients</i>			mittl. absolute Koeffizienten b_j <i>mean absolute coefficients b_j</i>	
	1.Fct	2.Fct		
T	0.212	0.439	T	0.226
FS	-0.289	0.696	FS	0.304
FC	-0.495	1.601	FC	0.535
FM	0.282	-0.171	FM	0.280
FE	1.416	-1.248	FE	1.401

In Tab. 4 sind Ergebnisse aus einer weiteren Diskriminanzanalyse mit den drei abgetrennten Gruppen [12, 13, 14] aufgeführt (*T. teniotis*: Suchflugrufe, *N. leisleri*: Sozialruf «type 2», *N. noctula*: Sozialruf (cf. ZINGG 1988b)). Betrachtet man hier die mittleren Diskriminanzkoeffizienten, so käme der Variablen FC die grösste und FM die geringste diskriminatorische Bedeutung zu. In den univariaten F-Tests (hier nicht dargestellt) zeigte T den grössten F-Wert, gefolgt von FS, FC, FM und FE. Von allen Variablen überschritten sich die Werte von T, bezüglich der drei Gruppen, am wenigsten (vgl. Anhang). Dies weist ebenfalls darauf hin, dass die Variable T wesentlich zur Trennung der drei Gruppen beitrug.



TAB. 4.

Diskriminanzanalyse-Ergebnisse der Rufe von **drei Chiropteren-Arten** (total 202 Signale) — *Results of the discriminant analysis of 202 Signals of three bat species. Tadarida teniotis* (Suchfluglaute — search calls), *Nyctalus leisleri* (Sozialruf — social call „type 2“) und *Nyctalus noctula* (Sozialruf — social call). Abkürzungen siehe Tab. 3. See Tab. 3 for abbreviations.

Eigenwerte - Eigenvalues		Eigenwertanteil in % - Percent of variance	
1.Fct	2.Fct	1.Fct	2.Fct
12.075	4.879	71.22%	28.78%

Standardisierte Diskriminanzkoeffizienten Standardized (within groups) coefficients			mittl. absolute Koeffizienten b_j mean absolute coefficients b_j	
	1.Fct	2.Fct		
T	-0.937	-0.115	T	0.700
FS	0.212	1.476	FS	0.575
FC	-1.257	0.421	FC	1.016
FM	0.282	0.078	FM	0.223
FE	0.244	-1.681	FE	0.657

Im 11-Gruppenfall wurden von den beiden Testdatensätzen insgesamt 1512 von 1750 Suchflugrufen, d. h. 86.4% richtig klassiert (Tab. 5). Das Resultat eines Chi-Quadrat-Tests (PRESS 1982) gab keinen Grund zur Annahme, dass es sich um ein Zufallsergebnis handelte ($Q = 12655 \gg X^2 = 10.8$, $df = 1$, $p \ll 0.001$). Betrachtet man in Tab.5 die Resultate zwischen je zwei Gruppen, so fällt auf, dass am meisten Fehlklassierungen zwischen den Paaren *P. kuhlii*/*P. nathusii* (19%) und *E. serotinus*/*V. murinus* (17%) auftraten. Diese beiden Paare verursachten auch bei der visuell-akustischen Unterscheidung (Periodenplot auf dem Oszilloskop und Klangfarbe) die grössten Schwierigkeiten.

Zu einem fast perfekten Resultat führte die Diskriminanzanalyse im 3-Gruppenfall: Zwei der 61 Suchfluglaute von *Tadarida teniotis* wurden den Sozialrufen von *Nyctalus leisleri* zugeordnet. Die Sozialrufe von *Nyctalus leisleri* (N=62) und *Nyctalus noctula* (N=79) wurden dagegen alle fehlerlos klassiert.

ABB. 2.

Projektion der Suchflugortungslaute auf die Ebene der ersten zwei kanonischen Achsen. Die ersten zwei kanonischen Diskriminanzfunktionen umfassen 99% der Gesamtvarianz. Zur besseren Erkennung der Gruppen sind um die Gruppencentroide Ellipsen mit einem 95%-Vertauensbereich gezeichnet. Scores of 11 groups of bat search calls in the discriminant space of the first two canonical axis. These two canonical discriminant functions account for 99% of the total variance. Ellipses with 95% confidence regions are superimposed on to the canonical scores, assuming Normal bivariate distributions for the scores.

TAB. 5.

Klassierungsergebnisse (ganzzahlig gerundete Anteile in %) der Suchfluglaute von 11 Chiropteren-
gruppen. Es handelt sich um die Mittelwerte aus zwei Testgruppenserien (vgl. 4. Statist. Meth.) Die
unterstrichenen %-Werte sind die Anteile **korrekt** klassierter Signale. |N| = Anzahl Signale pro
Gruppe. Übrige Abkürzungen vgl. Tab. 1.

Tab. 1. *Results of the classification of search calls of 11 bat groups. The table shows mean
percentage values taken from two testsubsamples (see 4. Statist. Methods). Underlined numbers are
integer percentage values of correctly classified signals. |N| = Sum of analysed signals of each bat
group. See Table 1 for abbreviations of species names.*

Aktuelle Gruppe	N	Prognostizierte Gruppenzugehörigkeit (Anteile in %) Predicted group membership (Percent of cases)											
		Ms	Pp1	Pp2	Pn	Pk	Hs	En	Es	Vm	Nl	Nn	
Ms	194	<u>94</u>	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pp1	171	9	<u>91</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pp2	132	2	0	<u>95</u>	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Pn	131	0	0	0	<u>90</u>	9	1	0	0	0	0	0	0
Pk	134	0	0	0	27	<u>72</u>	1	0	0	0	0	0	0
Hs	134	0	0	0	0	0	<u>99</u>	1	0	0	0	0	0
En	153	0	0	0	0	0	0	<u>98</u>	2	0	0	0	0
Es	215	0	0	0	0	0	0	9	<u>72</u>	19	0	0	0
Vm	159	0	0	0	0	0	0	3	13	<u>78</u>	2	4	
Nl	146	0	0	0	0	0	0	1	0	3	<u>93</u>	3	
Nn	181	0	0	0	0	0	0	0	8	15	1	<u>76</u>	

Die in Tab. 6 aufgeführten Klassifikationsfunktionen ermöglichen dem Leser, Rufe selber zu klassieren, vorausgesetzt die zu klassierenden Rufe gehören zu einer der 14 Gruppen. Die Funktionswerte geben keine Hinweise auf Klassierungswahrscheinlichkeiten. Ein Ruf wird derjenigen Gruppe zugeordnet, die den grössten Funktionswert erzielt (GONDEK 1981). Es können nur Funktionswerte innerhalb der 11-er Gruppe (Ms bis Nn) oder Funktionswerte innerhalb der 3-er Gruppe (T1, NlSoc, NnSoc) miteinander verglichen werden! In der Praxis dürfte es genügen, nur die Funktionen für die in Frage kommenden Chiropterenarten zu berechnen. Die Funktionswerte sind unter Berücksichtigung der in Tab. 5 und weiter unten im Text dargestellten Ergebnisse zu interpretieren. Mit Vorteil werden die Funktionswerte für mehrere Rufe einer Sequenz berechnet und verglichen. Die hier wiedergegebenen Klassifikationsfunktionen sind ausschließlich unter den folgenden Voraussetzungen gültig:

- Ein zu klassierender Ruf darf nur von einer der hier untersuchten 11 resp. 3 Chiropteren-
gruppen stammen und muss ein Suchflugortungsruf bzw. einer der beiden Sozialrufe
(ZINGG 1988a, b) sein.
- Die Rufe sind nach der in „3. Tonaufzeichnungs- u. Analysegeräte, Signalmessungen“
beschriebenen Methode zu vermessen und die Messwerte (alle in Echtzeit; Frequenzen
in [kHz], Rufdauer in [ms]), vor dem Einsetzen in die Funktionen in natürliche
Logarithmen umzuwandeln.
- Die Rufe, welche zur Berechnung der Funktionen dienten, wurden in der Schweiz auf-
gezeichnet; die Methode dürfte deshalb primär für dieses Gebiet Gültigkeit haben.

TAB. 6.

Koeffizienten und Konstanten der 14 Klassifikationsfunktionen (vgl. Tab. 1 und Tab. 3 für die Abkürzungen).
Group classification function coefficients and constants (Read the explanations in the text for proper use
of the functions; see Table 1 and 3 for abbreviations):

	Ms	Pp1	Pp2	Pn	Pk	Hs	En
T	173.200	173.940	171.277	168.816	166.166	169.833	167.656
FS	-118.160	-124.234	-116.986	-122.663	-110.564	-116.324	-105.257
FC	37.675	-0.502	0.386	45.204	31.002	76.009	107.440
FM	331.853	324.692	314.498	303.317	297.337	294.802	284.056
FE	1396.077	1489.316	1412.653	1327.258	1314.350	1240.006	1138.564
Constant	-3379.755	-3543.530	-3231.204	-3011.587	-2931.332	-2806.572	-2567.753
	Es	Vm	Nl	Nn	Tl	NISoc	NnSoc
T	165.285	163.107	153.827	159.264	156.675	178.919	204.153
FS	-90.390	-91.615	-107.985	-91.540	-0.961	51.397	-14.044
FC	174.391	102.539	80.517	106.824	406.995	491.799	523.482
FM	257.155	264.207	267.881	264.962	48.518	39.763	25.474
FE	1041.486	1088.422	1120.994	1021.098	-84.945	-168.705	-105.767
Constant	-2433.781	-2360.398	-2327.520	-2159.808	-651.459	-848.202	-954.476

Nachfolgend werden für jede der elf Fledermaus-Arten typische Eigenschaften der Suchflugrufe, besondere Probleme der akustischen Identifikation und Charakteristika der falschklassierten Rufe besprochen. Bei jeder Art soll zudem ein „Steckbrief“ der Suchflugrufe bzw. Sozilllaute die auffallendsten Merkmale hervorheben, auf die es bei der Durchsicht von Bandaufnahmen mittels digitalem Speicheroszillogoskop und Periodenmeter zu achten gilt.

Miniopterus schreibersii (Kuhl, 1819)

Die Suchflugrufe von *Miniopterus* endeten mit geringer Streuung um 51 kHz (Abb.1). Die Bandbreite (BW) besass den höchsten und die Modulationsrate (BW/T) den zweit-höchsten Medianwert aller 14 Gruppen (vgl. Anhang). Unter den Suchflugrufen gab es keine linear periodenmodulierten Signale. *M. schreibersii*, welche in der Nähe ihrer Höhle und in Bodennähe um Vegetation jagten, verwendeten sehr kurz dauernde Ortungssignale, z. T. unter 2 ms. Konstantfrequente Signale wurden keine festgestellt. Eine Verwechslung der Rufe von *Miniopterus* war am ehesten mit solchen Rufen von *P. pipistrellus* möglich, die um 50 kHz endeten. Die Klassifikation (vgl. Tab. 6) einer Serie von Ortungsrufen kann hier unter Umständen Klarheit verschaffen. Es ist allerdings ratsam, im konkreten Fall auch über optische Beobachtungen zu verfügen (Flugsilhouette, Flugbahn, Aktionsradius, Flugeschwindigkeit relativ zu anderen Arten etc.). Beispielsweise konnte ich beobachten, wie *M. schreibersii* im Bereich von Strassenlampen in auffallend schnellerem und weit-räumigerem Flug jagte als dies Zwergfledermäuse taten (vgl. auch WEID & HELVERSEN 1987, WEID 1988).

Steckbrief für Suchflugrufe: Der Periodenplot endet in einer Horizontalen, mit einer Endfrequenz meist zwischen 50 und 52 kHz. Die Form der Signalkurve ist sehr variabel.

Pipistrellus pipistrellus (Schreber, 1774)

Wie bereits erwähnt wurden die Suchflugrufe aufgrund der „scatterplots“ der Faktoren in die zwei Gruppen *P. pipistrellus 1* und *P. pipistrellus 2* aufgeteilt. Wenn alle Zwergfledermäuse als eine Gruppe behandelt wurden, ergaben sich 22% mehr Fehlklassierungen zwischen *Miniopterus* und *P. pipistrellus* als bei der Aufspaltung in die zwei Gruppen. Die Gruppe '*P.p1*' zeigte gegenüber '*P.p2*' in den Momentanfrequenzen FC, FM und FE um 13 kHz höhere Medianwerte, in der Bandbreite einen doppelt so grossen und in der Modulationsrate einen dreimal grösseren Medianwert (vgl. Anhang). Die Rufe von '*P.p1*' endeten über 50 kHz, jene von '*P.p2*' mehrheitlich zwischen 44 und 46 kHz. Von den total 303 Signalen beider Gruppen waren deren 16 konstantfrequent (CF). Der tiefste CF-Suchfluglaut lag bei 41.6 kHz, der höchste bei 54.4 kHz. Linear periodenmodulierte Suchflugrufe wurden nicht festgestellt. Die falsch zu *Miniopterus* klassierten Rufe von '*P.p1*' (Tab. 5) liessen keine besonderen, gemeinsamen Merkmale erkennen. 4 Signale mit FE unter 42 kHz wurden falsch zu *P. nathusii* klassiert. Derart tieffrequente Signale waren bei *P. pipistrellus* allerdings recht selten festzustellen.

Steckbrief für Suchflugrufe: Der Periodenplot endet in einer Horizontalen zwischen 41 und 62 kHz, meist unter 50 kHz. Das Amplitudenmaximum befindet sich mehrheitlich in der ersten Signalhälfte, d. h. vor T/2. Kritisch sind Suchflugrufe mit Endfrequenzen um 51 kHz (*Miniopterus*) und unter 43 kHz (*P.nathusii/P.kuhlii*).

Pipistrellus nathusii (Keys. & Blas., 1839) und **Pipistrellus kuhlii** (Kuhl, 1819)

Diese beiden Arten waren akustisch nur mit grosser Unsicherheit bzw. gar nicht zu unterscheiden. Zu diesem Schluss gelangten auch WEID & HELVERSEN 1987. Die Variablenwerte der Signale beider Arten überlagerten sich in weiten Bereichen (vgl. Anhang), ebenso die Projektion der Rufe auf die ersten zwei kanonischen Achsen (Abb. 2). Bei *P. nathusii* wurden sieben CF-Signale zwischen 37.6 und 40 kHz festgestellt, bei *P. kuhlii* deren drei zwischen 36.8 und 37.6 kHz. Nur bei *P. nathusii* wurden ganz selten annähernd linear periodenmodulierte Suchflugrufe festgestellt. Die Rufe von *P. nathusii* zeigten generell weniger starke Frequenzmodulationen als jene von *P. kuhlii* (Vgl. im Anhang die Werte von BW und BW/T beider Arten). Die Bandbreite dürfte wesentlich zur Diskriminierung der beiden Arten beigetragen haben. Die folgende Feststellung untermauert dies: 24 aller 134 Signale von *P. kuhlii* hatten Modulationsraten, die in den Interquartilbereich ($Q_{0.75}$ - $Q_{0.25}$) derjenigen von *P. nathusii* zu liegen kamen. 22 dieser 24 'untypischen' Signale wurden in der Tat falsch zu *P. nathusii* klassiert.

Total 2540 Intervallmessungen von sieben Standorten mit *P. kuhlii* ergaben bimodale Häufigkeitsverteilungen der Intervalle mit einem dominierenden Modus zwischen 90 und 110 ms und einem sekundären, kleineren Modus zwischen 160 und 200 ms. Die Mehrheit der Intervalle (59-92%) betrug weniger als 150 ms. Bei *P. nathusii* zeigten total 1250 Intervalle von sechs Standorten ebenfalls bimodale Verteilungen. Der dominante Modus lag nun aber im Bereich 179-206 ms und der kleinere Modus zwischen 109 und 129 ms. Die Mehrheit der Intervalle (54-67%) war grösser als 150 ms. Von 10 gefangenen *P. nathusii*-Männchen und 5 *P. nathusii*-Weibchen wurden nach ihrer Freilassung 1013 Intervalle aus der Suchflugphase vermessen. Der dominierende Modus der nun trimodalen Häufigkeits-

verteilung lag bei 202 ms, der zweitgrösste Modus bei 105 ms und der kleinste bei 297 ms. Die Mehrheit (82%) der Intervalle lag wiederum über 150 ms. Die Unterschiede in der Häufigkeitsverteilung der Intervalle und des dominierenden Modus dürften zwischen *P. nathusii* und *P. kuhlii* nicht immer so eindeutig ausfallen, besonders nicht, wenn mehrere Individuen nahe beieinander jagen.

Steckbrief für Suchflugrufe: Die Suchflugrufe beider Arten zeigen meist horizontal auslaufende Periodenplots mit einer Endfrequenz zwischen 35 und 40 kHz und einem Amplitudenmaximum vor T/2. Die Suchflugrufe von *P. nathusii* haben gegenüber *P. kuhlii* im allgemeinen eine geringere Frequenzbandbreite und eine langsamere Repetitionsrate. Werden Suchflugrufe mittels der Funktionen von Tab. 6 zu *P. nathusii* oder *P. kuhlii* klassiert, so sollten zur sicheren Artbestimmung weitere Abklärungen am Beobachtungsort vorgenommen werden.

Hypsugo savii (Bonaparte, 1837)

Die Suchfluglaute der Alpenfledermaus wurden bereits in einer früheren Arbeit ausführlich beschrieben (ZINGG 1988a), so dass hier nur noch ergänzende Resultate folgen. Ca. 10% der Suchflugrufe konnten als linear periodenmoduliert bezeichnet werden. Univariat trennte die Variable FE recht gut gegenüber den Suchflugrufen der anderen Arten (Abb. 1). Ein Signal mit relativ tiefer Endfrequenz (29.6 kHz) und hoher Bandbreite (6.4 kHz) wurde zu *E. nilssonii* klassiert.

Im Laufe vieler Feldbegehungen wurden in einigen wenigen Fällen Rufe von *E. nilssonii* aufgezeichnet, die klanglich denen der Alpenfledermaus sehr ähnlich waren (geringe Frequenzbandbreite und Endfrequenzen um 29 kHz). Gegenüber den übrigen Arten traten hingegen nie Probleme auf.

Steckbrief für Suchflugrufe: Die Periodenplots der Suchflugrufe haben lange horizontale Enden zwischen 30 und 35 kHz. Das Amplitudenmaximum der wenig frequenzmodulierten, klangvollen Suchfluglaute liegt meist vor T/2.

Eptesicus nilssonii (Keys. & Blas., 1839)

Verglichen mit den anderen Gruppen zeigten die Variablenwerte der Suchflugrufe von *E. nilssonii* eine kleine Spannweite (siehe Anhang). Von allen Variablen wies die Endfrequenz die geringste Variabilität auf. CF-Laute wurden nicht festgestellt. Von den Suchflugrufen waren 20% linear periodenmoduliert. Wenn *E. nilssonii* dem fahrenden Auto nachflog oder in Gegenwart anderer Arten auf engem Raum jagte, stieg die Frequenzbandbreite an und das Klangbild wurde dem von *E. serotinus* sehr ähnlich, was die Identifikation stark erschwerte. Suchflugrufe von *E. nilssonii* mit Endfrequenzen um 26 kHz oder tiefer waren schwer von Rufen der Zweifarbfledermaus zu unterscheiden.

Steckbrief für Suchflugrufe: Die Periodenplots der Suchflugrufe enden horizontal mit Endfrequenzen zwischen 25 und 29 kHz. Die wenig frequenzmodulierten, klangvollen Laute haben oft eine symmetrische Signalhüllkurve.

Eptesicus serotinus (Schreber, 1774)

Die Suchflugrufe waren vielfach durch eine steile Frequenzmodulation charakterisiert. Die Start- und Zentrumsfrequenzen fielen durch eine grosse Variabilität auf. CF-Signale wurden keine festgestellt. Der Anteil linear periodenmodulierter Suchflugortungslaute betrug weniger als 10%. Der anfängliche Verdacht auf Untergruppen im Datenmaterial

(grosse Variabilität) konnte durch die bivariaten Darstellungen der Hauptkomponenten und Faktoren nicht bestätigt werden. Suchflugrufe von *E. serotinus* unterschieden sich gegenüber denjenigen von *E. nilssonii* und *V. murinus*, wenn überhaupt, dann durch grössere Werte in der Startfrequenz und der Frequenzbandbreite. 16 der 20 zu *E. nilssonii* falsch klassierten Signale waren durch eine Endfrequenz über 26 kHz gekennzeichnet. *E. serotinus* zeigte mehrheitlich tiefere Werte in der Endfrequenz als *E. nilssonii* (vgl. Abb. 1).

20 der 41 zu *V. murinus* falsch klassierten Signale zeigten in den Frequenzvariablen FS, FC und FM durchwegs Werte aus dem untersten Quartilbereich ($<Q_{0.25}$) von *E. serotinus*. Die Unterscheidung der Suchflugrufe von *V. murinus* und *E. serotinus* verursachte auch bei der quantitativ-qualitativen Beurteilung (Endfrequenz, Periodenplot, Klangfarbe, Repetitionsmuster) oft erhebliche Schwierigkeiten. Die unter günstigen Bedingungen zu beobachtende unregelmässige Repetitionsrate (MILLER & DEGN 1981, AHLEN 1981) war ein hilfreiches zusätzliches Bestimmungsmerkmal. Sobald aber die Rufe nur noch eine geringe Frequenzbandbreite umfassten und in regelmässigem Rhythmus vorgetragen wurden, war eine Unterscheidung gegenüber *V. murinus* kaum mehr möglich.

Steckbrief für Suchflugrufe: Die am Signalanfang sehr kleine Amplitude wird kontinuierlich grösser, um oft am Signalende, zumindest aber nach T/2 ihr Maximum zu erreichen. Dies führt zu einer keulenförmigen Signalhülle. Die oft stark frequenzmodulierten Signale haben eine sehr variable Endfrequenz; meistens liegt diese jedoch zwischen 24 und 27 kHz. Die Suchflugrufe können in auffallend unregelmässiger Folge ausgestossen werden.

Vespertilio murinus (Linnaeus, 1758)

Die bivariaten Hauptkomponenten- und Faktordarstellungen liessen keine Untergruppen erkennen. Unter den Variablen besass besonders T, bedingt durch über 20 ms lange Suchflugrufe, eine grosse Spannweite (siehe Anhang). 11 der 159 Ortungsrufe hatten eine Signaldauer von mind. 20 ms, eine Bandbreite zwischen 0 und 2.4 kHz und Endfrequenzen von 20.8-22.4 kHz. Durch gleichzeitige Sichtbeobachtung (in der Dämmerung) gelang es in einigen Fällen, diese langdauernden Rufe mit geringer Bandbreite sehr hoch fliegenden Individuen zuzuordnen. Unter diesen über 20 ms dauernden Ortungsrufen befanden sich auch die fünf CF-Signale (bei 21.6 bzw. 22.4 kHz). Ca. 10% der Suchflugrufe waren linear periodenmoduliert.

Abb. 2 illustriert die nicht einfache Diskriminierung von *V. murinus*. Unterschiede zu den Suchflugrufen von *E. serotinus* waren besonders in den Variablen FS, FC und FM zu finden. Zwischen *V. murinus* und *E. serotinus* überlagerten sich die Interquartilbereiche ($Q_{0.75}$ - $Q_{0.25}$) dieser drei Variablen nicht.

15 von 21 irrtümlich zu *E. serotinus* klassierten *V. murinus*-Signalen hatten bei FS, FC, FM und BW Variablenwerte, die im obersten Quartilbereich ($>Q_{0.75}$) der *V. murinus*-Suchflugrufe lagen. Zudem fielen die Variablenwerte dieser *V. murinus*-Signale nun ganz in den Interquartilbereich derjenigen von *E. serotinus*. Derart steile FM-Rufe, die auch klangmässig nicht mehr von Suchflugrufen der Breitflügelfledermaus (*E. serotinus*) zu unterscheiden waren, wurden beobachtet, wenn *V. murinus* nahe bei Gebäuden oder Bäumen flog.

Von den elf über 20 ms langen Signalen wurde nur eines falsch klassiert (zu *N. noctula*). Die übrigen *N. noctula* zugeordneten Suchflugrufe besaßen generell Frequenzwerte, die im untersten und Signalzeiten, welche im obersten Quartilbereich der

Suchflugrufe von *V. murinus* zu finden waren. *N. noctula* äusserte in diesem Frequenzbereich aber meist Suchflugrufe mit alternierender Endfrequenz innerhalb einer Rufserie, was bei *V. murinus* nie beobachtet werden konnte.

TAB. 7.

Signalabstände in der Suchflugphase von *V. murinus* in unterschiedlichen Situationen. Aufgeführt sind die Modalwerte (in ms) der multimodalen Häufigkeitsverteilungen. Unterstrichen ist der dominierende (grösste) Modus der betreffenden Häufigkeitsverteilung. *Intervals between search pulses of V. murinus in different behavioural situations. Displayed are the modes [in ms] of the multimodal distributions. The dominant mode is underlined.*

Modalwerte - Modal values				Anzahl Intervalle Sum of intervals
Aus der Hand freigelassene Individuen <i>Individuals released from the hand</i>	125	<u>260</u>	355	410
Aus einem Gebäude wegfliegende Individuen <i>Individuals flying out of a building</i>	130	<u>240</u>	365	520
1-3 Ind., über einem Sportfeld jagend <i>1-3 indiv. hunting over a sports-ground</i>		220	<u>350</u>	460
Ein Ind., allein über einem Sportfeld jagend <i>Single indiv. hunting over a sports-ground</i>		<u>265</u>		309

In verschiedenen Aufnahmesituationen ergaben die Signalabstände in drei von vier Fällen eine dreigipfelige Häufigkeitsverteilung (Tab. 7). Die Modi liessen sich vier Bereichen zuordnen. Dabei fiel der dominierende Modus dreimal in den Bereich von 200-300 ms. Auch der von AHLEN (1981) gefundene Modus (210 ms) aus skandinavischen Aufnahmen (Umfang des Zahlenmaterials unbekannt) gehört zu diesem Bereich. Tief-fliegende *V. murinus* haben ein der Breitflügel-Fledermaus sehr ähnliches Repetitions-muster, das in solchen Situationen kein Unterscheidungskriterium mehr darstellt. *N. leisleri* hat übrigens vergleichbare Modalwerte in der Häufigkeitsverteilung der Inter-valldauer (243ms und 350ms, ZINGG 1988a) wie *V. murinus* in Tab. 7. Diese Feststellungen mahnen zur Vorsicht in der Anwendung der Repetitionsrate als zusätzliches Bestimmungs-kriterium.

St e c k b r i e f f ü r S u c h f l u g r u f e : Die Frequenzmodulation der Such-flugrufe ist im allgemeinen geringer als bei *E. serotinus*. Der flach auslaufende Perioden-plot endet meist zwischen 22 und 25 kHz. Das Amplitudenmaximum liegt oft in der Signalmitte, aber ebenso vor oder wie bei *E. serotinus*, nach T/2. Der Vergleich des Klanges der aufgezeichneten Laute mit einer Referenzaufzeichnung und eine diskrimina-torische Klassierung (Tab. 6) einer Serie von Signalen aus einer oder mehreren Ruf-sequenzen werden unbedingt empfohlen.

Nyctalus leisleri (Kuhl, 1818)

Suchfluglaute, Repetitionsrate, sowie Lautäusserungen in sozialem Kontext wurden bereits von ZINGG (1988a) beschrieben. Von allen elf untersuchten Arten wiesen die Such-

flugrufe von *N. leisleri* (nebst *Tadarida teniotis*) die geringste Variabilität in der Frequenz-Bandbreite auf (vgl. Anhang). Mit 33% fiel der Anteil linear periodenmodulierter Suchflugrufe bei dieser Spezies am grössten aus. Univariat trennte zu *V. murinus* die Variable BW und zu *N. noctula* die Variable T am besten. Langdauernde Ortungssignale hoch fliegender *N. leisleri* führten zu Verwechslungen mit Suchflugrufen von *V. murinus*. Unter solchen Umständen geäusserte Signale beider Arten konnten bezüglich Signaldauer, Frequenzbereich und Repetitionsrate nicht mehr unterschieden werden. Alle irrtümlich zu *V. murinus* klassierten Signale waren mind. 11 ms lang, somit im obersten Quartilbereich der Suchflugrufe des Kleinen Abendseglers. Irrtümlich *N. noctula* zugeordnete Signale besaßen Endfrequenzen unter 21.6 kHz und eine Signaldauer von mind. 11 ms. *N. leisleri* fehlten aber die für *N. noctula* typischen auf und ab alternierenden Endfrequenzen in der Ruffolge (Bezüglich der Identifikationsprobleme bei migrierenden *Nyctalus* sp. siehe unter *N. noctula*).

Steckbrief für Suchflugrufe: Der vielfach lineare Periodenplot endet zwischen 22 und 25 kHz. Das Amplitudenmaximum befindet sich meist in der ersten Signalhälfte. Der hohe Schallpegel am Signalanfang und die geringe Frequenzbandbreite erzeugen einen „explosiv“ anmutenden Klang. Aufeinanderfolgende Laute alternieren in der Endfrequenz, wenn überhaupt, nur gering, jedenfalls nicht so auffällig wie bei *N. noctula*.

Die im August 1986 im Val Bregaglia aufgezeichneten Sozialrufe („type 2“) waren über einen zeitlich dominierenden Bereich linear periodenmoduliert und stammten von Individuen, die sich in Kastanienbäumen aufhielten. Ortungsrufe fliegender *N. leisleri* waren in dieser Zeitspanne nie zu vernehmen (ZINGG 1988a). Die dominante Frequenz von 24 FFT-Spektren schwankte zwischen 11.6 und 15 kHz. Im „Heterodyning“-Detektor waren dominante Frequenzen zwischen 10 und 20 kHz, sowie bei 30 kHz festzustellen. Zwei Jahre später, im August 1988, gelang es in derselben Region, mit einem Restlichtverstärker mind. 2 *N. leisleri* zu beobachten, die nebst Suchflugortungslauten auch solche Sozialrufe („type 2“) im Flug ausstießen. Die Tiere flogen mehrmals wiederkehrend zwischen einer Häusergruppe auf die Dorfstrasse hinaus, wo sie wendeten, um sogleich wieder zwischen den Häusern zu verschwinden. Während des Fluges stiessen sie Ortungs- und verschiedenartige Sozialrufe aus. Meist war nur ein Tier im Gesichtsfeld (40°) zu sehen; manchmal kreuzten sich zwei Tiere, selten flogen zwei Individuen dicht hintereinander her. Die im Flug ausgestossenen Sozialrufe des „type 2“ waren, im Gegensatz zu den Sozialrufen („type 2“) von stationären Individuen (August 1986), nicht mehr linear periodenmoduliert, sondern linear frequenzmoduliert, befanden sich aber im gleichen Frequenzband. Die dominante Frequenz von 35 FFT-Spektren schwankte zwischen 12 und 16 kHz.

Steckbrief des Sozialrufes „type 2“ (ZINGG 1988a): Über den Frequenteiler-Detektor im Klang dem Knall einer Handfeuerwaffe ähnlich. Die Endfrequenz liegt zwischen 10 und 13 kHz und das Amplitudenmaximum bei oder nach T/2.

***Nyctalus noctula* (Schreber, 1774)**

Die vielen Fehlklassierungen veranlassten nachträglich eine eingehende Untersuchung des Datenmaterials auf Untergruppen. Bivariate Darstellungen der Hauptkomponenten und Faktoren liessen eine Inhomogenität des Datenmaterials erkennen, ohne aber Untergruppen deutlich hervortreten zu lassen. Mit Hilfe graphischer Darstellungen der Hauptkomponenten und Faktoren wurden versuchsweise 30 Laute als Untergruppe abgetrennt.

Diese waren gekennzeichnet durch Anfangsfrequenzen über 29 kHz, Bandbreiten zwischen 8.8 und 21.6 kHz und Modulationsraten von 0.6-2.0 kHz/ms, d.h. sie gehörten in diesen Parametern durchwegs zum obersten Quartilbereich. Mit dem nun in 12 Gruppen unterteilten Datenmaterial wurde eine lineare Diskriminanzanalyse und eine daraus abgeleitete Klassierung der Signale aller Gruppen durchgeführt. Diese brachte gegenüber der Klassierung der Signale im 11-Gruppenfall insgesamt eine Verminderung des Anteils richtiger Klassierungen um -2%. Bei *N. noctula* wurde lediglich eine Verbesserung um +2% erzielt, dagegen sank der Anteil richtiger Klassierungen bei *E. serotinus* um -13% und bei *V. murinus* um -10%. Aufgrund des unbefriedigenden Ergebnisses wurden die 181 Suchflugrufe von *N. noctula* als eine Gruppe zusammen belassen. Häufig wechseln beim Abendsegler Suchflugrufe mit höheren und tieferen Endfrequenzen und unterschiedlicher Bandbreite in der Ruffolge ab (z. B. AHLEN 1981, MILLER & DEGN 1981, HARTLEY 1985, ZBINDEN 1989c). Dieses akustische Artmerkmal von *N. noctula* konnte nicht in die Diskriminanzanalyse einbezogen werden. Die Frequenzbänder der Rufe sind nicht statisch, sondern verschieben sich je nach Flugsituation (ZBINDEN 1989c). Dies dürfte mitverantwortlich gewesen sein, dass nicht eindeutig Untergruppen erkennbar wurden.

Bei hoch und in hindernisarmer Umgebung fliegenden Abendseglern wurden regelmässig wenig frequenzmodulierte Laute festgestellt. Diese besaßen eine Anfangsfrequenz unter 20 kHz und eine Endfrequenz zwischen 16 und 18 kHz. Das Alternieren der Endfrequenz in der Ruffolge trat nur noch selten auf. Zwei der 181 Signale waren sogar konstantfrequent bei 17 bzw. 19 kHz. Diese niederfrequenten Suchflugrufe fielen ganz in den Bereich derjenigen von *N. lasiopterus* (ALEKSEJEVA & MAKAREWITSCH 1982, WEID & HELVERSEN 1987, WEID 1988). Anhand von Vergleichen an Museumsmaterial wurde von *N. lasiopterus* ein wesentlich grösseres Flugbild als von *N. noctula* erwartet, was von WEID (1988) bestätigt wird. Die mit Scheinwerfer oder Restlichtverstärker im Flug beobachteten Abendsegler, welche diese niederfrequenten Rufe äusserten, zeichneten sich aber nie durch eine auffallende Grösse aus. Dieser Ruftyp von *N. noctula* konnte sowohl im inneralpinen Raum, wie auch auf der Alpennordseite und am Jurasüdfuss aufgezeichnet werden. Ein direkter Vergleich der Suchflugrufe von *N. noctula* und *N. lasiopterus* war nicht möglich, weil mir in der Schweiz und im angrenzenden Ausland, zur Zeit dieser Arbeit, keine Vorkommen von *N. lasiopterus* bekannt waren.

13% der Suchflugrufe von *N. noctula* waren über mind. drei Viertel der Signaldauer linear periodenmoduliert. Praktisch alle Fehlklassierungen erfolgten gegenüber *V. murinus* und *E. serotinus*, worauf auch Abb. 2 hindeutet. Sämtliche Rufe von *N. noctula* mit Endfrequenzen von mind. 24 kHz wurden falsch klassiert, meist zu *E. serotinus*. Diese Signale wiesen mit 11.2-20.8 kHz auch überdurchschnittlich hohe Frequenzbandbreiten auf, die den obersten Quartilbereich belegten (siehe Anhang). Die *V. murinus* zugeordneten Signale von *N. noctula* besaßen alle eine Zenterfrequenz im obersten Quartilbereich, zeigten aber sonst keine weiteren auffälligen Merkmale. Univariat unterschied sich *N. noctula* von *E. serotinus* und *V. murinus* am deutlichsten in der geringeren Modulationsrate.

Besondere Identifikations-Probleme traten bei migrierenden Abendseglern auf (Beobachtungen aus der Herbstzeit). Das sonst typische Rufmuster (alternierende Endfrequenzen) konnte nicht mehr oder nur selten beobachtet werden. Die Ortungsrufe waren nur noch in unregelmässiger Folge zu hören, zudem meist durch unüblich lange Intervalle unterbrochen. Dies erweckte den Eindruck, dass sich die Tiere primär gar nicht mehr akustisch orientierten. Eine Identifikation gegenüber *N. leisleri* wurde in solchen Situationen

äusserst unsicher, da sich die Rufe nicht mehr eindeutig einer der beiden Arten zuordnen liessen.

Steckbrief für Suchflugrufe: Die Periodenplots laufen horizontal aus. Die Endfrequenz liegt mehrheitlich zwischen 18 und 22 kHz und alterniert in einer Sequenz von Signalen oft markant auf und ab. Das Amplitudenmaximum befindet sich im allgemeinen in der ersten Signalhälfte.

Steckbrief für Soziallaut (ZINGG 1988b): 30-60 ms lange Laute mit Endfrequenzen zwischen 10 und 15 kHz und einem Amplitudenmaximum nach T/2. Die Laute werden von nicht fliegenden Tieren in Abständen von meist über einer Sekunde geäussert.

Tadarida teniotis (Rafinesque, 1814)

Ortungsrufe der Bulldoggfledermaus aus der Südschweiz wurden ausführlich von ZBINDEN & ZINGG (1986) beschrieben. Für die vorliegende Untersuchung wurden Frequenteiler-Aufnahmen aus dem inneralpinen Raum (Col de Bretolet/VS) verwendet. Nur 6% aller untersuchten Suchflugrufe waren linear periodenmoduliert. Die Suchflugrufe von *T. teniotis* waren meist von blosser Ohr wahrnehmbar, konnten aber auf diese Weise mit Lauten bestimmter Insekten und den oben beschriebenen Sozialrufen von *N. leisleri* und *N. noctula* verwechselt werden. Deshalb war es notwendig, die Signale aufzuzeichnen und im Labor zu kontrollieren. Auf die gute diskriminatorische Trennung der beiden Sozialrufe und der Suchflugrufe von *T. teniotis* wurde schon oben hingewiesen. Die Suchflugrufe von *T. teniotis* unterschieden sich vom Sozialruf „type 2“ von *N. leisleri* (ZINGG 1988a) besonders durch eine geringere Bandbreite, tiefere Zentrumsfrequenz und kürzere Signaldauer. Ähnlich klingende Soziallaute von *N. noctula* (ZINGG 1988b), welche im Spätsommer und Herbst zu Verwechslungen führen konnten, waren bis doppelt so lang wie Suchfluglaute von *T. teniotis* und wiesen kleinere (1.Modus bei 160ms) bzw. grössere (2.Modus bei 1790ms) Intervalle zwischen den Einzellauten auf.

Steckbrief für Suchflugrufe: Die Endfrequenz der Suchflugrufe liegt zwischen 8 und 14 kHz, meist um 10 kHz. Das Amplitudenmaximum liegt oft in der ersten Signalhälfte. Die Suchflugrufe erzeugen über den Frequenteiler-Detektor einen viel weichereren, dumpfen Klang gegenüber dem „knallartigen“ Sozialruf „type 2“ von *N. leisleri*.

DISKUSSION

1. VERWENDETE METHODEN UND GERÄTE

Die in der vorliegenden Studie zur Artbestimmung verwendeten Suchflugrufe gehören zu den am häufigsten zu hörenden Ortungslauten. Es existiert aber keine scharfe Grenze zwischen den Suchflugrufen und den Lauten aus der Annäherungsphase an ein Objekt (FENTON & BELL 1981). Das deshalb nicht immer homogene Datenmaterial kann die Diskriminanzanalyse in ungünstiger Weise beeinflussen. Besonders bei *P. kuhlii* (z. T. auch bei *P. nathusii* und *N. noctula*) war oft keine klare Abgrenzung der Suchflugrufe möglich.

Die Suchflugrufe konnten nicht als echte Zufallsstichproben entnommen werden. Einerseits wurden Laute, deren Artzugehörigkeit zweifelhaft war, konsequent von der statistischen Analyse ausgeschlossen, andererseits erfolgte die Auswahl der Signale für die

Vermessung auf dem Oszilloskop manuell. Die Datensätze repräsentieren deshalb nicht bei allen Arten die wirkliche Variabilität, was sich wiederum auf die Klassifikationsfunktionen (Tab. 6) auswirken musste. Aus diesem Grund ist es wünschenswert, dass die Brauchbarkeit der Klassierungsfunktionen von verschiedenen Lesern mit eigenen Daten überprüft wird (mit Lauten von eindeutig identifizierten Individuen).

Die Auswahl der Variablen erfolgte aufgrund vorgängiger Erfahrungen (Suchflugrufe von freigelassenen Individuen) und der verfügbaren Messtechnik. Es ist zu erwarten, dass mit anderen, weiterentwickelten akustischen Aufnahme- und Analysetechniken und einer neuen Kombination von Signalvariablen eine noch bessere Diskriminierung erzielt werden kann.

Das Modell der hier verwendeten linearen Diskriminanzanalyse und insbesondere die damit verbundenen statistischen Tests verlangen nebst multivariater Normalverteilung auch gleiche Kovarianzmatrizen aller Gruppen. Die Voraussetzung gleicher Kovarianzmatrizen war nicht über alle 11 Gruppen erfüllt. In einem solchen Fall könnte anstelle der linearen die quadratische Diskriminanzanalyse verwendet werden. Diese soll aber nach SEBER (1984) gegenüber falschen Basisdaten und geringer Abweichung von der Normalität ziemlich empfindlich und in den meisten Fällen nicht angebracht sein. Andererseits ist nicht klar, wie grosse Differenzen zwischen den Kovarianzmatrizen bei der linearen Funktion toleriert werden können (SEBER 1984). In einem frühen Stadium der Auswertung wurden mit dem „PC-SAS“-Programmpaket über das Verfahren DISCRIM je eine quadratische und lineare Diskriminanzanalyse mit den Gruppenkombinationen [1-7] und [7-11] durchgeführt. Die quadratische Funktion ergab in der Kombination [1-7] eine um 1.1% korrektere Klassierung, in der Kombination [7-11] dagegen keine Änderung gegenüber der linearen Funktion. Somit wurde auf die weniger anschaulich interpretierbare quadratische Funktion verzichtet. Anstelle statistischer Tests wurde die Effizienz der Diskriminierung überprüft: durch Berechnung der Funktionen auf dem einen, der zufalls-mässig halbierten Datensätze und anschliessender Klassierung des verbleibenden Datensatzes mit den, auf dem ersten Datensatz errechneten Funktionen.

Eine optimale und zuverlässig arbeitende Gerätekombination, mit deren Umgang und Funktionsweise man vertraut ist, bildet eine wesentliche Voraussetzung um brauchbare Ergebnisse zu erhalten. Periodenmeter und digitales Speicheroszilloskop eignen sich gut für die schnelle Durchsicht von Tonbändern, die Vermessung von einfachen Signalparametern und, je nach Verhältnissen und persönlicher Erfahrung, auch für die Artidentifikation. Ein software-gesteuertes Mess- und Klassifikationsprogramm hilft bei der Identifikation „kritischer“ Arten Zeit sparen. Ausführliche Angaben über Geräte und Techniken zum Detektieren, Aufzeichnen und Analysieren von Lautäusserungen von Chiropteren findet man bei FENTON (1988), PYE (1983), PYE & MUTERE (1986), MARIÉS (1986), ZBINDEN (1989 *a, b*) und ZINGG & ZBINDEN (1988).

2. DISKUSSION DER RESULTATE UND VERGLEICHE MIT DER LITERATUR

Am meisten statistische Fehlklassierungen (%-Werte in Klammern) traten zwischen *P. kuhlii*/*P. nathusii* (18%), *V. murinus*/*E. serotinus* (17%), *M. schreibersii*/*P. pipistrellus* 1 (7%), *E. serotinus*/*E. nilssonii* (6%) und *V. murinus*/*N. noctula* (6%) auf. Auch bei der auf persönlicher Erfahrung beruhenden Identifikation (Klang, Repetitions-muster, Periodenverlauf, Werte der Endfrequenz usw.) bereiteten die ersten drei Arten-Paare am meisten Identifikationsprobleme. Die Chance, wenige *P. nathusii* unter vielen *P. kuhlii*, ein bis zwei *M. schreibersii* unter mehreren *P. pipistrellus* oder eine *V. murinus*

unter mehreren *E. serotinus* akustisch zu entdecken, dürfte sowohl im Feld als auch bei der Durchsicht von Tonaufnahmen auf dem Oszilloskop klein sein.

Die von WEID & HELVERSEN (1987) bei *P. pipistrellus* in Griechenland und anderen Regionen unterschiedenen zwei Ruftypen zeigen bezüglich der Spannweite der Endfrequenzen eine gute Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen aus der Schweiz. Beide Ruftypen konnte ich sowohl auf der Alpennordseite (bei beiden Geschlechtern) als auch auf der Alpensüdseite (keine Fänglinge) feststellen. An einem See in einem Londoner Stadtbezirk wurde in den Jahren 1982 und 1983 von HARTLEY und ZBINDEN (pers. Mitt.) ebenfalls eine ähnliche Zweiteilung der Ruffrequenzen beobachtet: Von zwei Gruppen von *P. pipistrellus*, welche beidseits einer Baumgruppe jagten, erzeugte die eine Gruppe Rufe mit Endfrequenzen über 55 kHz, die andere Gruppe aber Rufe mit solchen unter 50 kHz. Eine Erklärung des Phänomens dieser zwei Typen von Suchflugrufen bei *P. pipistrellus* steht noch aus.

Zwischen der vorliegenden Arbeit und derjenigen von WEID & HELVERSEN (1987) sind bezüglich der Variabilität der Endfrequenzen bei einigen Arten Unterschiede festzustellen: Gegenüber meinen Resultaten ist bei WEID & HELVERSEN (1987, Abb. 15) die Spannweite der Endfrequenzen in der Frequenzskala bei *P. kuhlii*, *P. nathusii*, *H. savii* und *N. leisleri* mehr oder weniger stark nach oben verschoben. Bei *V. murinus* und *T. teniotis* reicht die Spannweite in der Frequenzskala wesentlich weniger weit nach unten als bei meinen Daten. Möglicherweise beruhen diese Abweichungen bei WEID & HELVERSEN (1987) auf einem zu geringen Umfang des Datenmaterials (dessen Grösse nicht ersichtlich ist) und dem Einschluss sog. „approach calls“. Leider findet man auch in anderen Arbeiten (z. B. AHLEN 1981, THOMAS *et al.* 1987) keine Angaben über den Stichprobenumfang, auf dem die Berechnungen oder Graphiken beruhen, was deren Aussagekraft wesentlich schmälert. Die Befunde von WEID & HELVERSEN (1987), wonach sie *E. nilssonii* und *N. leisleri* akustisch nicht zu unterscheiden vermochten, kann ich aus eigener Erfahrung nicht bestätigen. Die Ergebnisse in Tab. 5 und Abb. 2 bezeugen zumindest für schweizerische Verhältnisse das Gegenteil.

WOODSIDE & TAYLOR (1985) haben in Australien Ortungslaute von 14 in Gefangenschaft (Flugraum von 4 × 6 × 3m) gehaltenen insektivoren Chiropteren mittels Diskriminanzanalyse untersucht. Die Diskriminanzanalyse basierte auf vier Signalvariablen (T, FS, FM, FE) und 14 bis 31 Signalen pro Spezies (ein vermutlich zu geringer Stichprobenumfang; vgl. FLURY & RIEDWIL 1983). Der Anteil richtiger Klassierungen (nicht „probabilities“!) war bei sechs Arten unter 60%. Da offensichtlich für die Klassierung dieselben Daten wie für die Berechnung des Modells verwendet wurden und somit ein «upward bias» vorliegt, sind bei der Klassierung neuer Daten noch mehr Fehler zu erwarten. Eigenartigerweise war die Anfangsfrequenz diejenige Variable, welche am meisten zur Diskriminierung der Arten beitrug. Möglicherweise waren dafür der beschränkte Flugraum (proviziert breitbandigere Laute) und/oder die kurze Distanz zwischen Fledermaus und Mikrofon (geringe Dämpfung hoher Frequenzen) verantwortlich.

Die Variabilität in den Lautäusserungen ist für die akustische Identifikation von besonderer Bedeutung. Eigene Beobachtungen zeigten, dass eine Identifikation umso schwieriger wurde, je mehr Individuen nahe beieinander jagten. FENTON (1985, 1986) diskutiert verschiedene Arbeiten anderer Autoren, die nachweisen, dass Individuen bestimmter Arten, bei gleichzeitiger Anwesenheit von Artgenossen, die Struktur ihrer Rufe ändern, sei es zur Verhinderung gegenseitiger Störungen in der Echoortung oder aber zu gezielter Kommunikation (z. B. um einen drohenden Zusammenstoss zu signalisieren). THOMAS *et al.* (1987) belegen in Nordamerika bei verschiedenen Arten intraspezifische

Rufvariabilität als Folge individueller und geografisch bedingter Variabilität und weisen auf die damit einhergehenden Konsequenzen für die akustische Identifikation hin. ZBINDEN (1989c) zeigt anhand von *N. noctula*, wie sehr bei demselben Individuum Flughöhe und Distanz zu Objekten die Struktur der Suchflugortungslaute zu beeinflussen vermögen.

3. SCHLUSSFOLGERUNGEN

- Für Hörvergleiche bei der (provisorischen) Identifikation im Feld wie auch bei derjenigen im Labor ist ein **Referenztonband** mit genügend langen Sequenzen von Suchflugrufen der verschiedenen Arten sehr nützlich. Die Referenzaufnahmen sollten natürlich mit dem für die Identifikation vorgesehenen Breitbanddetektor-Modell erfolgen. Im Gegensatz zur Erfahrung von WEID (1988) konnte ich die Signale der einzelnen Arten über den Frequenzteiler-Detektor besser wiedererkennen als über das „Heterodyning“-System, welches ich im Felde (über den zweiten Kopfhörerkanal) lediglich zum Bestimmen der dominanten Frequenz einsetzte.
- Für wissenschaftliche Arbeiten ist eine **kommentierte Aufzeichnung der Signale** mit nachfolgender Laboranalyse vorderhand noch unumgänglich. Nur so können die Fehlerraten tief gehalten und die Ergebnisse, aufgrund neuer Erkenntnisse, auch später nochmals überprüft werden (vgl. THOMAS & WEST 1984, ZINGG & ZBINDEN 1988, ZBINDEN 1989b).
- Für die akustische Speziesidentifikation eignen sich am besten Suchflugortungsrufe von Individuen, die in **hindernisarmer** Umgebung jagen.
- Die **Anwesenheit mehrerer Fledermäuse** im selben Luftraum führt zu erhöhter Variabilität in der Lautstruktur und im Muster der Signalrepetition. Das bedeutet oft, dass sich an einem Beobachtungsort die Bedingungen für die akustische Artidentifikation mit zunehmender Arten- und Individuenzahl verschlechtern.
- Für den noch wenig erfahrenen Beobachter dürfte die Verwendung der **Klassifikationsfunktionen** (Tab. 6) eine wesentliche Start- und Lernhilfe bei seinen akustischen Identifikationen sein. Dem mit der akustischen Identifikation besser vertrauten Beobachter ermöglichen die Funktionen eine Überprüfung unsichererer Bestimmungen.
- Die **Häufigkeitsverteilung der Intervalldauer** und das **Muster der Rufabfolge** können (mit der nötigen Vorsicht) bei hoch und weiträumig jagenden Individuen, neben den Variablen der Einzelsignale, als zusätzliche Merkmale verwendet werden. Gegenüber der Einzelsignalanalyse kann in solchen Fällen, besonders bei Arten wie *N. noctula* und *E. serotinus*, die Sicherheit der akustischen Artidentifikation teilweise verbessert werden.

Die Aufforderung von WEID & HELVERSEN (1987), dass bei zukünftigen Arbeiten, welche die Methode der akustischen Artidentifikation einsetzen, klar ersichtlich sein soll, „welche Arten (und aus welchen Gründen) ausgeschlossen wurden“ möchte ich mit einem Zitat aus MOHR (1981, p. 69) ergänzen: „Die Grundlagen aller Erkenntnisgewinnung sind also Beobachtungsdaten und experimentelle Daten. ... Entscheidend für die wissenschaftliche Arbeit ist also, dass nur solche Daten berücksichtigt werden, die mit Hilfe zuverlässiger Methoden gewonnen wurden. Die Methoden müssen so sicher beherrscht und beschrieben werden, dass Beobachtungen und experimentelle Resultate jederzeit reproduziert werden können.“ Es ist zu wünschen, dass bei zukünftigen Arbeiten die Methoden wirklich so ausführlich beschrieben werden, dass sie von Dritten nachvollzogen werden können. In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, dass die Ornithologen verschiedener Länder

sogenannte „Avifaunistische Kommissionen“ („rarities committees“, „comités d'homologation“) unterhalten, die den Echtheitsgehalt seltener Beobachtungen überprüfen. Vielleicht drängt sich in der Chiropterologie bezüglich akustischer Art-Identifikationen in naher Zukunft etwas Ähnliches auf.

4. AUSBLICK

Die Erforschung der individuellen, intraspezifischen und geographischen Variabilität der Ortungs- und Soziallaute bietet in Zukunft ein weites Betätigungsfeld. Um die Möglichkeiten der akustischen Identifikation bei „kritischen“ Arten zu verbessern, ist vermehrt auch den Soziallauten Aufmerksamkeit zu schenken. Grosse Lücken sind noch im Bereich der optischen Artidentifikation zu füllen, beispielsweise durch detaillierte Beschreibungen zum Flugverhalten und mittels Abbildungen von Flugsilhouetten (KLAWITTER & VIERHAUS 1975). Mit der heutigen Nachtsichtgeräte- und Videotechnik sollte es möglich sein, synchronisierte Video- und Tonaufzeichnungen frei fliegender Fledermäuse anzufertigen. Diese würden ein eingehendes Studium der Beziehungen zwischen Lautäusserung, Flugverhalten und Umgebungssituation erlauben. Damit wäre allerdings das Problem, wie über Strassenlampen jagende Chiropteren optisch beobachtet werden können, noch nicht gelöst. Infrarot- und Restlichtverstärker versagen unter solchen Bedingungen ihren Dienst, und Wärmebildgeräte sind zur Zeit noch recht unhandlich, ganz abgesehen von den extrem hohen Anschaffungskosten. Zu prüfen wäre auch, wieviel die Ermittlung von Flugeschwindigkeit und Flügelschlagfrequenz, z. B. mittels tragbarem, netzunabhängigem Doppler-Radarsystem (WATSON 1970, HALLS 1978, HARTLEY 1985), kombiniert mit andern Methoden, zur Artidentifikation beitragen könnte. Trotz den zukünftigen technischen Fortschritten, insbesondere in der Mikroelektronik, wird die in langjähriger Feld- und Laborarbeit erworbene Erfahrung aber ein wesentlicher, nicht so schnell zu ersetzender Faktor bleiben.

ZUSAMMENFASSUNG

Aufgrund der Struktur ihrer Suchflugortungslaute lassen sich die europäischen Chiropteren in vier Kategorien einteilen. Mittels deskriptiver Statistik wurden die mit einem Breitbanddetektor registrierten Suchflugortungslaute von 11 Chiropteren-Arten (*M. schreibersii*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii*, *P. kuhlii*, *H. savii*, *E. nilssonii*, *E. serotinus*, *V. murinus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *T. teniotis*) aus der Kategorie II und je ein Soziallaut von *N. noctula* und *N. leisleri* beschrieben. Fünf Variablen (Rufdauer, Anfangsfrequenz, Zentrumsfrequenz bei halber Signaldauer, Momentanfrequenz bei maximaler Amplitude und Endfrequenz) der Suchflugortungslaute und der zwei Soziallaute wurden für lineare Diskriminanzanalysen verwendet.

Bei der Diskriminierung der Suchflugortungslaute kam der Endfrequenz die grösste Bedeutung zu. Aufgrund der gemittelten Ergebnisse zweier Testgruppen wurden im besten Fall (*H. savii*) 99%, im ungünstigsten Fall (*E. serotinus*, *P. kuhlii*) 72% und im Mittel 86% der Suchflugortungslaute richtig klassiert. Die am schwierigsten zu diskriminierenden Artenpaare waren *P. nathusii*/*P. kuhlii* und *E. serotinus*/*V. murinus*. Die Suchflugortungslaute von *P. pipistrellus* bildeten multivariat zwei Gruppen. Im Text niedergegebene Klassifikationsfunktionen ermöglichen dem Leser, selber vermessene Suchflugortungslaute der elf oben genannten Spezies zu klassieren.

Um bei der akustischen Art-Identifikation die Irrtumsrate möglichst tief zu halten, ist die Aufzeichnung der Laute mit Hilfe von 'breitbandiger' Elektronik und die nachträgliche Laboranalyse unumgänglich. Die Tondokumente erlauben auch viel später eine nochmalige Überprüfung.

DANK

Diese Arbeit wäre vermutlich nicht zustande gekommen, wenn sich Prof. Dr. Walter Huber, Leiter der damaligen Abt. für Wirbeltiere, nicht spontan zur Leitung und Vertretung des Projektes bereit erklärt hätte. Ihm gebührt deshalb ein besonderer Dank. Nach dem unerwarteten Tod von Prof. Huber hat Prof. Dr. Villy Aellen in verdankenswerter Weise die Leitung des Projektes übernommen und mir in der Folge dauernd seine Unterstützung gewährt. Dr. Karl Zbinden hat mit der Entwicklung und dem Bau des zuverlässig arbeitenden Detektors und Periodenmeters sowie seiner fachlichen Beratung entscheidend zum Gelingen der Aufnahme- und Analysearbeiten beigetragen. Elisabeth Bucher danke ich für Ihre tatkräftige und moralische Unterstützung bei unzähligen Feldeinsätzen und für Ihre Geduld gegenüber meiner Arbeitsweise. Den Herren Dr. J.-P. Airoidi, PD Dr. B. Flury und Dr. M. Schüpbach danke ich für Ihre Ratschläge bei statistischen Fragen und Dr. M. Nussbaumer für seine vielfältige Unterstützung in EDV-Belangen. Dr. K. Zbinden und Prof. V. Aellen danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und die Verbesserungsvorschläge. Dr. h.c. Remo Maurizio stellte mir in verdankenswerter Weise für die Arbeiten im Bergell eine Unterkunft zur Verfügung. Die Herren Schneeberger und Brawand haben mir mehrmals einen Restlichtverstärker überlassen, wofür ich mich ebenfalls bedanke. Die in der Arbeit eingesetzten Programmpakete Systat und Sygraph konnte ich freundlicherweise auf einem Computer am Naturhistorischen Museum Bern benützen. Das Projekt wurde finanziert durch die Nationalfondskredite Nr. 3.564-0.83 und 3.177-0.85. Für finanzielle Beiträge zu vorausgehenden Pilotstudien bedanke ich mich bei der Brunette-Stiftung für Naturschutz und der Stiftung Dr. Joachim de Giacomi.

ANHANG

STATISTISCHE KENNWERTE DER VARIABLEN

Measures of central tendency and of dispersion in the frequency distributions of the variables

Min = Minimum, **Q_{0.25}** = unteres Quartil — *lower hinge*, **Md** = Median, **Q_{0.75}** = oberes Quartil — *upper hinge*, **Max** = Maximum. **T**: Signaldauer — *signal duration* [ms], **FS**: Anfangsfrequenz — *start frequency*, **FC**: Zentrumsfrequenz — *center frequency at T/2*, **FM**: Momentanfrequenz bei max. Amplitude — *instantaneous frequency at max. signal amplitude*, **FE**: Endfrequenz — *end frequency*, **BW**: Bandbreite der Momentanfrequenzen — *sweep bandwidth*, **BW/T**: Modulationsrate — *rate of sweep bandwidth over time*. Alle Frequenzen in [kHz] — *all the signal frequencies are in [kHz]*.
N = Anzahl vermessene Signale — *number of analysed signals*.

Miniopterus schreibersii (N = 194)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	1.6	3.5	5.0	7.7	12.8
FS	55.2	68.0	76.1	86.5	114.0
FC	50.4	53.1	54.4	56.8	61.2
FM	48.8	52.8	54.4	58.4	70.7
FE	48.8	50.4	51.2	52.0	55.2
BW	5.6	16.7	24.3	34.9	62.9
BW/T	0.5	2.6	4.8	9.6	16.4

Pipistrellus pipistrellus 1 (N = 171)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	1.7	3.7	5.5	6.8	10.4
FS	52.0	62.4	76.2	88.9	120.0
FC	50.4	56.4	58.7	60.7	66.6
FM	51.2	57.1	59.5	60.9	66.0
FE	50.4	55.8	57.5	58.7	62.1
BW	0.0	7.2	18.4	31.2	59.2
BW/T	0.0	1.0	3.7	9.3	22.1

Pipistrellus pipistrellus 2 (N = 132)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	4.3	6.2	7.1	8.0	10.0
FS	41.6	46.4	54.0	65.2	96.0
FC	40.8	44.8	45.6	47.2	50.4
FM	41.6	44.8	46.4	48.8	56.0
FE	40.8	44.0	44.8	46.4	50.4
BW	0.0	2.4	8.8	19.2	48.8
BW/T	0.0	0.2	1.2	3.1	11.1

Pipistrellus nathusii (N = 131)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	6.3	8.0	8.6	9.4	13.0
FS	36.8	39.2	40.0	42.0	53.6
FC	36.8	37.6	38.4	39.2	40.8
FM	36.0	38.4	39.2	40.0	43.2
FE	35.2	36.8	38.4	39.2	40.8
BW	0.0	0.8	1.6	4.0	16.8
BW/T	0.0	0.1	0.2	0.5	2.1

Pipistrellus kuhlii (N = 134)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	3.7	6.3	7.6	8.5	12.8
FS	36.8	42.4	46.4	52.0	71.2
FC	35.2	37.6	38.4	39.2	43.2
FM	35.2	37.6	38.4	40.0	44.8
FE	35.2	36.8	37.6	37.6	40.0
BW	0.0	5.6	9.6	14.4	33.6
BW/T	0.0	0.7	1.2	2.0	7.1

Hypsugo savii (N = 134)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	7.6	11.0	12.4	14.0	20.4
FS	31.2	32.8	33.6	35.2	39.2
FC	30.4	32.0	32.8	33.6	35.2
FM	30.4	32.0	33.6	33.6	37.6
FE	29.6	31.2	32.0	32.8	34.4
BW	0.0	1.6	1.6	3.2	7.2
BW/T	0.0	0.1	0.2	0.3	0.8

Eptesicus nilssonii (N=153)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	9.6	12.2	14.0	15.5	20.7
FS	27.2	29.6	32.0	34.4	41.6
FC	25.6	27.2	28.0	28.8	31.2
FM	25.6	28.0	28.0	29.6	32.8
FE	24.8	26.4	27.2	27.2	28.8
BW	0.8	3.2	4.8	7.2	13.6
BW/T	0.0	0.2	0.4	0.6	1.3

Eptesicus serotinus (N=215)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	4.6	9.0	10.8	12.0	18.5
FS	30.4	37.6	43.2	48.8	66.4
FC	24.8	27.2	28.8	31.2	36.8
FM	23.2	26.0	28.0	28.8	35.2
FE	23.2	24.0	25.6	26.4	31.2
BW	5.6	12.0	17.6	22.8	37.6
BW/T	0.4	1.1	1.6	2.5	5.1

Vespertilio murinus (N=159)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	7.5	10.9	13.5	15.8	23.8
FS	21.6	27.2	30.4	36.8	50.4
FC	20.8	23.2	24.8	26.4	29.6
FM	20.8	24.0	24.8	25.6	30.4
FE	20.8	22.4	23.2	24.8	28.0
BW	0.0	4.8	8.0	12.0	25.6
BW/T	0.0	0.3	0.6	1.1	3.0

Nyctalus leisleri (N=146)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	3.7	8.1	9.4	11.2	15.3
FS	20.8	24.0	24.8	27.2	32.0
FC	20.8	23.2	24.0	25.6	29.6
FM	20.8	23.2	24.8	25.6	28.8
FE	20.0	22.4	23.2	24.8	27.2
BW	0.0	0.8	1.6	2.4	5.6
BW/T	0.0	0.1	0.2	0.2	0.8

Nyctalus noctula (N=181)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	8.1	13.4	15.8	18.5	29.4
FS	16.8	19.2	21.6	27.2	46.4
FC	16.0	18.4	20.0	22.4	30.4
FM	16.0	18.4	20.8	23.2	28.8
FE	16.0	17.6	19.2	21.6	27.2
BW	0.0	1.6	2.4	6.4	21.6
BW/T	0.0	0.1	0.2	0.4	2.0

Tadarida teniois (N=61)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	7.5	12.8	15.6	17.7	26.9
FS	9.6	10.4	12.0	13.6	19.2
FC	8.8	9.6	10.4	11.2	14.4
FM	8.8	9.6	10.4	12.0	15.2
FE	8.0	8.8	10.4	11.2	13.6
BW	0.8	0.8	1.6	2.4	6.5
BW/T	0.0	0.1	0.1	0.2	0.5

Nyctalus leisleri, social call (N=62)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	18.0	21.0	22.0	24.0	27.0
FS	16.0	16.8	17.6	19.2	20.8
FC	12.8	13.6	13.6	14.4	15.2
FM	11.2	12.8	13.6	13.6	14.4
FE	9.6	11.2	11.2	12.0	12.8
BW	4.8	5.6	6.4	8.0	9.6
BW/T	0.2	0.3	0.3	0.4	0.5

Nyctalus noctula, social call (N=79)

	Min	Q _{0.25}	Md	Q _{0.75}	Max
T	30.0	42.0	44.0	46.0	60.0
FS	12.0	12.8	14.4	16.0	19.2
FC	12.0	12.8	13.6	15.2	16.0
FM	10.4	12.0	12.8	14.4	15.2
FE	10.4	11.2	12.8	13.6	15.2
BW	0.0	1.6	2.4	2.4	4.8
BW/T	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1

LITERATUR

- AHLEN, I. 1981. Identification of Scandinavian Bats by their sounds. *Swed. Univ. Agricult. Sci. Dept. Wildlife Ecol., Report 6, Uppsala*. 56 pp.
- ALEKSEJEVA E. I. & A. S. MAKAREWITSCH. 1982. On the development of location signals of *Nyctalus lasiopterus*. In: *Mammals of the U.S.S.R. Third Congress of the Theriological Society of the U.S.S.R.* Vol. 2: 306. *Moscow*.
- BACKHAUS, K., B. ERICHSON, W. PLINKE, CHR. SCHUCHARD-FICHER & R. WEIBER. 1987. Multivariate Analysemethoden. Eine anwendungsorientierte Einführung. 4. Aufl., *Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg*.
- EVERITT, B. S. 1978. Graphical Techniques for Multivariate Data. *Heinemann Educational Books, London*.
- FENTON, M. B. 1985. Communication in the Chiroptera. *Indiana University Press, Bloomington*.
- 1986. Design of bat echolocation calls: implications for foraging ecology and communication. *Mammalia* 50 (2): 193-203.
- 1987. Echolocation: introduction to the symposium. In: Recent advances in the study of bats: 119-121. M. B. Fenton, P. Racey and J. M. V. Rayner (Eds.), *Cambridge University Press, Cambridge*.
- 1988. Detecting, Recording, and Analyzing Vocalizations of Bats. In: Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats: 91-104. Kunz, T. H. (Ed.), *Smithsonian Institution Press, Washington D.C., London*.
- FENTON, M. B. and G. P. BELL. 1981. Recognition of Species of Insectivorous Bats by their Echolocation Calls. *J. Mammal.* 62 (2): 233-243.
- FLURY, B. & H. RIEDWYL. 1983. Angewandte multivariate Statistik. *Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York*.
- FRANK, R. E., W. F. MASSY & D. G. MORRISON. 1965. Bias in Multiple Discriminant Analysis. *Journal of Marketing Research* 2: 250-258.
- GNANADESIKAN, R. 1977. Methods for Statistical Data Analysis of Multivariate Observations. *John Wiley & Sons, New York*.
- GONDEK, P. C. 1981. What you see may not be what you think you get: discriminant analysis in statistical packages. *Educational and Psychological Measurement* 41: 267-281.
- GÜTTINGER, H.-R. 1986. Die Gesangsdifferenzierung bei Singvögeln — ein ethologisches Problem. *Orn. Beob.* 83: 243-248.
- HALLS, J. A. T. 1978. Radar studies of bat sonar. *Proc. 4th Int. Bat Res. Confer., Nairobi, Kenya*: 137-143.
- HARTLEY, D. J. 1985. Analysis of the echolocation behaviour of some British bats recorded in the field. *Ph. D. Thesis, Polytechnic of Central London. Queen Mary College, Univ. London*. 295 pp.
- HUA, M. & K. ZBINDEN. 1988. The design of a micro-sonar system. *Third Western Pacific Regional Acoustics Conference, Shanghai. Nov. 1988. Technical Papers* Vol. 1: 405-408.
- KLAWITTER, J. & H. VIERHAUS. 1975. Feldkennzeichen fliegender Abendsegler, *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) und Breitflügel fledermäuse, *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774). *Säugetierkundl. Mitt.* 23: 212-222.

- KOLB, A. 1970. Das Ortungsprinzip bei Fledermäusen. *Z. Säugetierkunde* 35: 306-320.
- KONSTANTINOV, A. I. & A. K. MAKAROV. 1981. Bioacoustic characteristics of the echolocation system of the european wide eared bat *Barbastella barbastellus*. *Biofizika* 26 (6): 1090-1095.
- MARIES, K. 1986. Recent developments in bat detector field instrumentation. *Myotis* 23-24: 249-254.
- MILLER, L. A. & H. J. DEGN. 1981. The Acoustic Behavior of Four Species of Vespertilionid Bats Studied in the Field. *J. Comp. Physiol. A*, 142: 67-74.
- MOHR, H. 1981. Biologische Erkenntnis. *B. G. Teubner, Stuttgart*.
- PIMENTEL, R. A. 1979. Morphometrics. The Multivariate Analysis of Biological Data. *Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa*.
- PRESS, S.J. 1982. Applied Multivariate Analysis: Using Bayesian and Frequentist Methods of Inference. 2nd Ed., *R.E. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida*.
- PYE, J. D. 1983. Techniques for studying ultrasound. In: Bioacoustics. A comparative approach: 39-65. B. Lewis (Ed), *Academic Press, London, New York*.
- PYE, J. D. & F. A. MUTERE. 1986. Recording bat sounds by new techniques. *Myotis* 23-24: 245-248.
- SACHS, L. 1984. Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. 6. Aufl.- *Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo*, 552 pp.
- SEBER, G. A. F. 1984. Multivariate Observations. *John Wiley and Sons, New York*.
- THOMAS, D. W. & S. D. WEST. 1984. On the use of ultrasonic detectors for bat species identification and the calibration of QMC Mini Bat Detectors. *Can. J. Zool.* 62: 2677-2679.
- THOMAS, D. W., G. P. BELL & M. B. FENTON. 1987. Variation in echolocation call frequencies recorded from North American Vespertilionid bats: a cautionary note. *J. Mammal.* 68 (4): 842-847.
- VELLEMAN, P. F. & D. C. HOAGLIN. 1981. Applications, Basics, and Computing of Exploratory Data Analysis. *Duxbury Press, Boston, Massachusetts*.
- WATSON, A. 1970. Electronic aids to the identification of bats in flight and to their study under natural conditions. *Bijdr. Dierkd.* 40: 99-102.
- WEID, R. 1988. Bestimmungshilfe für das Erkennen europäischer Fledermäuse — insbesondere anhand der Ortungsrufe. *Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Umweltschutz*, Heft 81: 63-72.
- WEID, R. & HELVERSEN, O.v. 1987. Ortungsrufe europäischer Fledermäuse beim Jagdflug im Freiland. *Myotis* 25: 5-27.
- WILKINSON, L. 1988a. SYSTAT: The System for Statistics. *Evanston, IL. SYSTAT, Inc.*
— 1988b. SYGRAPH. *Evanston, IL. SYSTAT, Inc.*
- WILLIG, M. R., R. D. OWEN & R. L. COLBERT. 1986. Assessment of morphometric variation in natural populations: The inadequacy of the univariate approach. *Syst. Zool.* 35 (2): 195-203.
- WOODSIDE, D. P. & K. J. TAYLOR. 1985. Echolocation calls of fourteen bats from eastern New South Wales. *Aust. Mammal.* 8: 279-297.
- ZBINDEN, K. 1989a. The QMC S350 memory recorder/ultrasound detector. *Bioacoustics* 1 (4) *in press*.
— 1989b. Ultraschalldetektoren — Spielzeug oder echtes Hilfsmittel? *Pro Chiroptera, Mitteilungsblatt* 1. Basel. In Vorbereitung.
— 1989c. Field Observations on the Flexibility of the Acoustic Behaviour of the European Bat *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774). *Revue suisse Zool.* 96 (2): 335-343.

- ZBINDEN, K. & ZINGG, P.E. 1986. Search and hunting signals of echolocating European free-tailed bats, *Tadarida teniotis*, in southern Switzerland. *Mammalia* 50 (1): 9-25.
- ZINGG, P. E. 1988a. Search calls of echolocating *Nyctalus leisleri* and *Pipistrellus savii* (Mammalia: Chiroptera) recorded in Switzerland. *Z. Säugetierkunde* 53: 281-293.
- 1988b. Eine auffällige Lautäusserung des Abendseglers, *Nyctalus noctula* (Schreber) zur Paarungszeit (Mammalia: Chiroptera). *Revue suisse Zool.* 95 (4): 1057-1062.
- ZINGG, P. E. & K. ZBINDEN. 1988. Détecteurs d'ultrasons: remarques générales sur l'utilisation. *Le Rhinolophe* 5: 19-24. Muséum d'histoire naturelle, Genève.